~ КЛАССИКИ НАУКИ ~

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР



А. А. УХТОМСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

Под редакцией акад. Е. М. КРЕПСА
Статья Н. В. ГОЛИКОВА
Составление и комментарии |Э. Ш. АЙРАПЕТЬЯНЦА|,
В. Л. МЕРКУЛОВА, Ф. П. НЕКРЫЛОВА

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

УДК 612

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Серия основана академиком *С. И. Вавиловым*

В книге собраны наиболее важные работы выдающегося отечественного физиолога. Основная группа статей посвящена учению о доминанте, вопросам усвоения ритма, изложению учения о парабиозе и физиологической лабильности. Кроме того, в томе представлены работы по общим вопросам физиологии центральной нервной системы и некоторые статьи и выступления ученого.

Издание рассчитано на физиологов, врачей, биологов, психологов, историков науки, преподавателей и студентов.

У $\frac{50300\text{-}616}{055\,(02)\text{-}78}$ 658-78

ОТ РЕДАКТОРА

Имя академика А. А. Ухтомского — создателя учения о доминанте как основном принципе нервной деятельности, одного из основателей физиологической школы Ленинградского университета — хорошо известно в нашей стране и за рубежом. Научное творчество А. А. Ухтомского имеет огромное значение для современной физиологии по широте охвата материала и глубине научного анализа, по исключительному предвидению будущих направлений развития физиологической науки. А. А. Ухтомский обладал даром выдвижения на арену научной мысли новых проблем, значение которых стало оцениваться много позже.

На современном этапе развития нейрофизиологии, когда системный подход к анализу процессов в головном мозге все более сочетается с точной количественной оценкой взаимодействий нервных элементов и их ансамблей, факты и идеи А. А. Ухтомского, и прежде всего учение о доминанте, приобретают особо важное значение. Механизмы формирования доминирующих констелляций нервных центров, роль процессов усвоения ритма в перестройках этих констелляций имеют исключительное значение для понимания закономерностей становления и совершенствования различных форм нервной деятельности животных и человека. Существенное развитие концепций Н. Е. Введенского о местном возбуждении и роли изменений физиологической лабильности позволили Ухтомскому по-новому подойти к пониманию механизмов межнейронных взаимодействий, что особенно важно для современных исследований.

Мощный синтетический ум А. А. Ухтомского анализировал и объединял много разнообразных важных проблем нейрофизиологии, биологии, медицины, психологии и теории познания. В высказываниях Ухтомского выступает оригинальный подход его к пониманию роли искусства и науки для человечества.

Устремленность А. А. Ухтомского в будущее, его проникновение в грядущее науки и умение заглянуть за горизонт сегодняшнего дня остались недостаточно понятыми и оцененными. Поэтому издание избранных трудов А. А. Ухтомского в серии «Классики науки» дает возможность молодым ученым глубже ознакомиться с его творчеством.

В связи с тем, что современному читателю трудно отыскать в библиотеках старые русские и иностранные журналы, где печатались многие работы А. А. Ухтомского, при ссылках на эти работы приводится также его «Собрание сочинений» (в 6 томах), изданное ЛГУ в 1945—1962 гг., и другие позднейшие издания его трудов.

При ссылках А. А. Ухтомского на работы Н. Е. Введенского даются соответствующие отсылки к его «Полному собранию сочинений» (в 6 томах), изданному ЛГУ в 1951—1954 гг., а также к томам 2 и 4, изданным ЛГУ в 1934—1938 гг. под редакцией А. А. Ухтомского.

Позднейшие издания приводятся также при ссылках на некоторые работы И. П. Павлова, В. М. Бехтерева, И. М. Сеченова и других крупных ученых.

В подстрочных примечаниях составителями дан перевод иностранных выражений, встречающихся у А. А. Ухтомского.

I

УЧЕНИЕ О ДОМИНАНТЕ

ДОМИНАНТА КАК РАБОЧИЙ ПРИНЦИП НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ [1]

I

В идейном и фактическом наследстве, оставленном Н. Е. Введенским, есть вывод, который следует из совокупности работ покойного над возбудимыми элементами, но который он сам почему-то не пожелал сделать, а именно, что *нормальное отправление органа* (*например, нервного центра*) *в организме есть не предопределенное, раз навсегда неизменное качество данного органа, но функция от его состояния*. Было большим освобождением для мысли, когда блеснула догадка, что металлы и металлоиды не являются раз навсегда качественно раздельными вещами, но вещество может проходить металлическое и металлоидное состояние в зависимости от величины атомных весов. Точно так же великим освобождением и вместе расширением задач для мысли было понимание, что газообразные, жидкие и твердые свойства являются не постоянными качествами вещей, но переходными состояниями в зависимости от температуры. Физиологическая мысль чрезвычайно обогащается перспективами и проблемами с того момента, когда открывается, что роль нервного центра, с которою он вступает в общую работу его соседей, может существенно изменяться: из возбуждающей может становиться тормозящей для одних и тех же приборов в зависимости от состояния, переживаемого центром в данный момент. Возбуждение и торможение — это лишь переменные состояния центров в зависимости от условий раздражения, от частоты и силы приходящих к нему импульсов. Но различными степенями возбуждающих и тормозящих влияний центра на органы определяется его роль в организме.

---

[1] Впервые опубликовано: Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 31—45; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 163—172. Последующие публикации материалов А. А. Ухтомского см. в кн.: Ухтомский А. А. Доминанта. Л., «Наука», 1966. Здесь помещены также и архивные записи разных лет. — *Прим. сост.*

Отсюда прямой вывод, что нормальная роль центра в организме есть не неизменное, статически постоянное и единственное его качество, но одно из возможных для него состояний. В других состояниях тот же центр может приобрести существенно другое значение в общей экономии организма. В свое время я сделал этот вывод в книге «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний»: «Кортикальный центр является носителем известной индивидуализированной функции лишь настолько, насколько соответствующий, иннервируемый им сегментарный механизм действует индивидуально; и он будет носителем других функций, когда иннервируемый им сегментарный механизм будет действовать как часть более обширного центрального механизма»; «Нормальная кортикальная деятельность происходит не так, будто она опирается на раз навсегда определенную и постоянную функциональную статику различных фокусов как носителей отдельных функций; она опирается на непрестанную межцентральную динамику возбуждений в... центрах, определяемую изменчивыми функциональными состояниями всех этих аппаратов».[2] Фактическим подтверждением служила описанная тогда картина, что в моменты повышенного возбуждения в центральном приборе глотания или дефекации на теплокровном раздражение «психомоторной зоны» коры дает не обычные реакции в мускулатуре конечностей, но усиление действующего в данный момент глотания или дефекации. *Главенствующее возбуждение организма в данный момент существенно изменяло роль некоторых центров и исходящих из них импульсов для данного момента.*

Что приписывание топографически определенному нервному центру всегда одной и той же неизменной функции есть лишь допущение, делаемое ради простоты рассуждения, на это указывал уже Винч.[3]

II

С 1911 г. я держусь той мысли, что описанная переменная роль центров в организме представляет собой не исключительное явление, а постоянное правило. Теоретически вероятно лишь, что есть центры с бо́льшим и с меньшим многообразием функций. Так, филогенетически более древние спинномозговые и сегментарные центры, вероятно, более однообразны и более устойчивы в своих местных отправлениях, а центры высших этажей центральной нервной системы допускают большее разнообразие и меньшую устойчивость отправлений. Впоследствии Н. Е. Введенский пытался вызвать в центральной нервной системе лягушки нечто аналогичное тому, что было мною описано для теплокров-

---

[2] Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911 (далее: Ухтомский А. А. Магист. дис.); Собр. соч., т. 1, с. 32—162.

[3] Winch W. H. — Mind, 1910, v. 19, p. 208.

ного. В то время как я вызывал главенствующее возбуждение организма адекватными стимулáми глотания и дефекации, Н. Е. задумал вызвать его очень длительным и вместе очень слабым электрическим раздражением какого-нибудь чувствующего нерва на спинальной лягушке. Оказалось, что получается нечто аналогичное тому, что наблюдается на теплокровном. В организме устанавливается местный фокус повышенной возбудимости, чрезвычайно понижаются местные рефлекторные пороги, зато развивается торможение рефлексов в других местах организма. Но Н. Е. все-таки не пожелал дать описанному явлению того общего и принципиального значения, которое мне казалось естественным, — он хотел видеть в описанных межцентральных отношениях скорее нечто исключительное, почти патологическое и в связи с этим дал явлению характерное название «истериозиса».[4] Со своей стороны я продолжал видеть в описанных отношениях важный факт нормальной центральной деятельности и представлял себе, что в нормальной деятельности центральной нервной системы текущие переменные задачи ее в непрестанно меняющейся среде вызывают в ней переменные «главенствующие очаги возбуждения», а эти очаги возбуждения, отвлекая на себя вновь возникающие волны возбуждения и тормозя другие центральные приборы, могут существенно разнообразить работу центров. Это представление ставит новые задачи для исследования, и его можно принять по меньшей мере как *рабочую гипотезу*. Господствующий очаг возбуждения, предопределяющий в значительной степени характер текущих реакций центров в данный момент, я стал обозначать термином «доминанта». При этом я исходил из убеждения, что способность формировать доминанту является не исключительным достоянием коры головного мозга, но общим свойством центров; так что можно говорить о *принципе доминанты* как общем modus operandi центральной нервной системы. Истериозис Н. Е. Введенского есть, по-моему, частный случай спинномозговой доминанты.

III

Под именем «доминанты»[5] моими сотрудниками понимается более или менее устойчивый очаг повышенной возбудимости центров, чем бы он ни был вызван, причем вновь приходящие в центры возбуждения

[4] Введенский Н. Е. 1) Длительное раздражение чувствующего нерва и его влияние на деятельность центральной нервной системы. — C. r. Acad. sci., 1912, t. 155, p. 231—233; Полн. собр. соч., т. 4. Л., 1953, с. 340—342; 2) Об одном новом своеобразном влиянии чувствующего нерва на центральную нервную систему при его продолжительном раздражении. — Folia neurobiol., 1912, Bd 6, N 7, S. 591—607; Полн. собр. соч., т. 4, с. 325—339.

[5] Я употребляю этот термин в смысле Авенариуса: «В конкуренции зависимых жизненных рядов один из них приходится рассматривать как доминанту для данного момента, в направлении которой определяется тогда общее поведение индивидуума» (Avenarius R. — Kritik der reinen Erfahrung, 1890, Bd 2, S. 275).

служат усилению (подтверждению) возбуждения в очаге, тогда как в прочей центральной нервной системе широко разлиты явления торможения.

Внешним выражением доминанты является *стационарно поддерживаемая работа или рабочая поза организма.*

В высшей степени выразительную и устойчивую картину представляет доминанта полового возбуждения у кошки, изолированной от самцов в период течки. Самые разнообразные раздражения, вроде стука тарелок накрываемого стола, призыва к чашке с пищею и т. п. вызывают теперь не обычное мяуканье и оживленное выпрашивание пищи, а лишь усиление симптомокомплекса течки. Введение больших доз бромистых препаратов, вплоть до доз, вызывающих явления бромизма, неспособно стереть эту половую доминанту в центрах. Когда животное лежит уже в полном расслаблении на боку, разнообразные раздражения по-прежнему вызывают все тот же симптомокомплекс течки. Установившаяся доминанта, очевидно, очень инертна и прочна в центрах. Состояние сильного утомления также не уничтожает ее. Получается впечатление, что в замирающей деятельности центральной нервной системы под влиянием утомления или броматов доминанта может становиться еще выпуклее, чем в норме, и она гаснет последнею.

Нет никакой необходимости думать, что принцип доминанты приурочен исключительно к высшим уровням головного мозга и коры. Когда в моем примере глотание и дефекация в состоянии устойчивого возбуждения отвлекали на себя волны возбуждения из коры, сама доминанта слагалась, вероятно, еще в продолговатом и спинном мозгу.[6] Предстояло исследовать условия образования и роль различных доминант собственно в спинном мозгу. М. И. Виноградов взял на себя труд систематически исследовать местное стрихнинное отравление спинного мозга лягушки в качестве средства образования доминанты для спинномозговых рефлексов. Уже прежние данные из литературы позволяли думать, что этим способом можно будет получать достаточно выразительные картины доминант, что и подтвердилось в его работе.

Спрашивается, может ли доминанта иметь определенный функциональный смысл в пределах спинномозговой иннервации?

И. И. Каплан сделала попытку вызвать на спинальной лягушке специально сенсорную и специально моторную доминанты, наблюдая своеобразное влияние той и другой на определенный спинномозговой рефлекс, именно на обтирательный рефлекс задней лапки (Abwischreflex). Спинной мозг подвергался местному отравлению в поясничных уровнях, то сзади — стрихнином, то спереди — фенолом, в том предположении, что при этом будет создаваться устойчивый очаг повышенной возбудимости соответственно то в сенсорных, то в моторных клетках спинного мозга. Если бы на самом деле удалось вызвать в от-

---

[6] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 184; Собр. соч., т. 1, с. 135.

дельности функционально различные доминанты в одном и том же сегменте спинного мозга, это повлекло бы существенно различные изменения в одном и том же Abwisch-рефлексе, принятом за индикатор. Оказалось в действительности, что при стрихнинной (сенсорной) доминанте спинномозговых уровней, иннервирующих правую заднюю лапку, обтирательный рефлекс этой последней координирован так, как будто раздражение приложено к брюшку, к бедру и к самой реагирующей лапке, хотя в действительности раздражение прилагалось к передней конечности, к голове, к противоположной стороне и т. п. Здесь доминанта сказывалась не только в понижении порогов возбудимости в отравленных центрах, но и в характерном изменении *направления*, в котором координируется рефлекс. При моторной (фенольной) доминанте наблюдается существенно другая картина: повышение местной возбудимости сказывается в том, что при раздражении самых различных мест инициатива возбуждения принадлежит мышцам отравленной лапки, но обтирательный рефлекс, если ему не помешают характерные для фенола клонические судороги, направлен на место фактического раздражения.

Сенсорная спинномозговая доминанта, очевидно, сближается по функциональному смыслу с явлениями отраженных болей в том истолковании, которое дал им Хед:[7] если из двух чувствующих путей, центрально связанных между собою, один более возбудим, чем другой, то при раздражении менее возбудимого рецепция проецируется все-таки в сторону более возбудимого.

Любопытно отметить, что Р. С. Кацнельсон и Н. Д. Владимирский успешно вызывали доминанту на ганглиях брюхоногого моллюска Limnaea stagnalis. Когда незадолго перед наблюдением один из ганглиев брюшной цепочки моллюска подвергался повторному механическому раздражению или изолированному стрихнинному отравлению, раздражения других ганглиев цепочки действовали теперь так, как будто раздражался все тот же первый, перераздраженный или отравленный ганглий.

Особый интерес представляют все-таки доминанты, вызванные нормальными (адекватными) раздражителями. Нет нужды думать, что они могут возникать исключительно рефлекторным путем. Местные очаги возбуждения могут подготовляться также внутрисекреторной деятельностью, химическими влияниями. Однажды спущенный поток нервного и внутренносекреторного возбуждения движется далее с громадной инерцией, и тогда вновь приходящие раздражения лишь поднимают сумму возбуждения в этом потоке, ускоряют его. В то же время прочая центральная деятельность оказывается угнетенною. Так, условные рефлексы во время течки тормозятся.[8]

---

[7] Head H. — Brain, 1893, v. 1, p. 1; 1894, v. 2, p. 339; 1895, v. 3, p. 153.

[8] Krschischkowski K. N. — Zentralbl. f. Physiol., 1910, Bd 24, № 11, S. 471; Крепс Е. М. К вопросу о влиянии течки на высшую нервную деятельность собаки. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 4—6, с. 102.

IV

Доминанта есть очаг возбуждения, привлекающий к себе волны возбуждения из самых различных источников. Как представлять себе это привлечение возбуждающих влияний со стороны местного очага?

В 1886 г. Н. Е. Введенский описал замечательное явление *«тетанизированного одиночного сокращения»*. В 1888 г. вторично исследовали его, под руководством Н. Е. Введенского, Ф. Е. Тур и Л. И. Карганов. Одиночные волны токов действия, бегущие вдоль по двигательному нерву из его центрального участка (где нерв раздражается одиночными индукционными ударами), попадая в сферу очень слабой тетанизации в периферическом участке того же нерва, производят здесь как бы оплодотворение тетанических импульсов, повышенную восприимчивость к тетанизации; так что вслед за каждой такой волной, пробегающей через место слабой тетанизации, в этом последнем начинают возникать усиленные тетанические импульсы с очень увеличенной амплитудой. Слабое, но устойчивое возбуждение в месте длительной слабой тетанизации нерва начинает рождать неожиданно усиленные тетанические эффекты под влиянием добавочных одиночных волн, приходящих из другого источника.[9]

Подобные подкрепления возбуждений в местном очаге волнами, иррадиирующими по нервной системе, должны быть весьма типическими явлениями в центрах — приборах значительной инертности. Н. Е. Введенский дал им имя «корробораций».[10] Надо думать, что к ним сводятся явления в центрах, отмеченные прежней литературой под именами «Bahnung»,[11] «Summation»,[12] «Reflexförderung»[13] и др.

Принципиально нетрудно понять отсюда, что волны возбуждения, возникающие где-нибудь вдали от поясничного центра дефекации (например, в нервах руки), могут дать решающий стимул к дефекации, когда центральный аппарат последней находится в предварительном возбуждении. Таким-то образом *вновь приходящие волны возбуждения в центрах будут идти по направлению главенствующего сейчас очага возбуждения.*

Труднее понять возникновение разлитых торможений в центрах при появлении местного фокуса возбуждения. По внешности получается

---

[9] Введенский Н. Е. 1) О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886, с. 98; Полн. собр. соч., т. 2. Л., 1934, с. 105; 2) выступление по докладу Карганова и Тура об изменениях эффектов тетанизации мышцы от прохождения волны возбуждения на заседании физико-математического отделения Петербургской Академии наук 24 мая 1888 г. — Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1952, с. 17—20.

[10] Введенский Н. Е. Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. — Работы физиол. лаб. СПб. ун-та, 1906, т. 1, с. 57; Полн. собр. соч., т. 4, с. 202—269.

[11] Exner S. — Pflüg. Arch., 1882, Bd 28, S. 487.

[12] Bubnoff N., Heidenhain R. — Pflüg. Arch., 1881, Bd 26, S. 157.

[13] Laudendorf O. — Nagel's Handb. der Physiol., 1905, Bd 4, S. 272.

впечатление, что в связи с формированием доминанты к ней как бы утекает вся энергия возбуждения из прочих центров, и тогда эти последние оказываются заторможенными вследствие бессилия реагировать. Можно было бы привести соображения в пользу такого представления, начало которого можно возвести к Декарту.[14] Но удовлетвориться им мы пока не можем, так как остается проблематическою природа торможения во время этих утеканий возбуждения к очагу возбуждения. В тот час, когда раскроется подлинная природа координирующих торможений в центральной нервной системе, частным случаем которых является реципрокное торможение антагонистов, приблизимся мы к пониманию тормозящих влияний доминанты.

Понять природу координирующих торможений в смысле «парабиоза» затруднительно. Чтобы центр тормозился по типу парабиоза, необходимо допустить одно из двух условий: или 1) при прежних энергиях раздражения внезапно понижается лабильность центра, или 2) при прежней лабильности центра энергия раздражения (частота и сила импульсов) внезапно возрастает. Ссылаться на внезапное понижение лабильности всех тех центров, которые в данный момент подлежат торможению, значит для объяснения одной загадки ставить мысль перед другою: кто этот благодетельный фактор, который так своевременно изменяет лабильность действующих центров, подготовляя одни из них к торможению, другие к возбуждению? Предполагать же, что на совокупность центров, подлежащих сейчас торможению, падают усиленные или учащенные импульсы, тогда как для положительной работы тех же центров достаточно редких и умеренных импульсов, значило бы допустить, что работа нервного механизма рассчитана на невероятно расточительную трату энергии.

Многие данные заставляют предполагать, что в центрах, рядом с парабиотическим торможением, должны иметь место торможения иной, более экономической природы.

V

Вполне исключительное значение должна иметь доминанта в высших этажах центральной нервной системы — в головных сегментах. Еще в 1888—1889 гг. Гоч и Хорсли обнаружили, что энергия возбуждения в спинальных двигательных приборах в общем тем больше, чем с более высоких этажей нервной системы они получают импульс. Спинальный центр возбуждается приблизительно вдвое сильнее с коры полушарий, чем с волокон внутренней капсулы, и приблизительно в семь раз сильнее с коры, чем со спинальной рефлекторной дуги.[15] К головным сегментам тела приурочены рецепторы на расстоянии, и биологически очень естественно, что именно головным ганглиям этих органов

---

[14] McDougall W. — Brain, 1903, v. 26, p. 153; Mind, 1906, v. 15, p. 352.

[15] Gotch F., Horsley V. — Proc. Roy. Soc., Ser. B., 1888—1889; Nature, 1889, p. 500.

предваряющей рецепции на расстоянии должна принадлежать преобладающая и руководящая роль при иннервации прочих нервных этажей. Если бы в животном воспреобладали рефлексы спинального типа, т. е. реакции на ближайшие, осязательно контактные раздражители, тотчас чрезвычайно возрастали бы шансы погибнуть от вредных влияний среды. Характерная черта реакций на органы чувств головных этажей в том, что они предупреждают реакции на контактно-непосредственные рецепторы и являются предварениями последних: это реакция «пробы» («attempt»), по выражению Шеррингтона. В качестве рефлекторных двигателей рецепторы на расстоянии характеризуются наклонностью возбуждать и контролировать мускулатуру животного в целом как единую машину, возбуждая локомоцию или прекращая ее в том или ином целом же положении тела, в той или иной позе, представляющей устойчивое положение не отдельных конечностей и не отдельных комплексов органов, но всей мускулатуры в целом.[16]

Когда брюхоногий моллюск Planorbis corneus движется по дну аквариума, высоко подняв раковину и выставляя вперед напряженные щупальцы, рефлексы на прикосновение к боковой поверхности его тела резко отличаются от тех, что получаются при состоянии, когда моллюск остановился, а щупальцы прижаты к телу, или при состоянии, когда те же щупальцы на неподвижном животном расслаблены безразлично. На моллюске, находящемся в деятельной локомоции, нанесение легких тактильных раздражений на ноге только усиливает локомоцию и напряжение щупалец. И в то время когда контактное раздражение ноги вызывает одно лишь усиление напряжения щупалец, местных рефлексов в ноге (местного поеживания) нет, — продолжается локомоция, только с усиленным напряжением позы «внимания вперед». Чем выше ранг животного, тем разнообразнее, изобильнее и вместе дальновиднее аппарат предваряющей рецепции: периферические высшие органы чувств и нарастающие над ними головные ганглии. Надо сравнить в этом отношении глубину среды, в которой с успехом может предвкушать и предупреждать свои контактные рецепции Planorbis corneus с его тентакулами и близорукими «глазами», орел — с его изумительным зрительным прибором и наконец адмирал в Гельголандском бою, управляющий по беспроволочному телеграфу невидимыми эскадрами против невидимого врага.

Головной аппарат высшего животного в общем может быть характеризован как орган со множеством переменных, чрезвычайно длинных щупалец, из которых выставляется вперед, для предвкушения событий, то одно, то другое: и «опыт» животного во внешней среде изменяется в зависимости от того, какими щупальцами оно пользуется, т. е. как дифференциально и как далеко оно предвкушает и проектирует свою среду в данный момент. Этот удивительный аппарат, представляющий со-

[16] Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 325. См. на рус. яз.: Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л., 1969.

бой *множество переменных, калейдоскопически сменяющихся органов предупредительного восприятия, предвкушения и проектирования среды, и есть головной мозг. Процесс же смены действующих органов достигается посредством образования доминанты и торможения прочего мозгового поля.*

VI

В высших этажах и в коре полушарий принцип доминанты является физиологической основой акта *внимания и предметного мышления.* Что акт внимания должен таить в себе устойчивый очаг возбуждения при торможении других центров, эта мысль намечалась еще у Ферье,[17] а затем развита Вундтом,[18] Мак-Доуголлом,[19] Эббингхаузом.[20] В литературе есть указания, что разнообразные слабые раздражения при процессе внимания способствуют его концентрации.[21] Цонефф и Мёйман находили, что концентрация внимания усиливается при возбуждении дыхательного и сосудистого центра.[22] Это можно понимать так, что иррадиации с продолговатого мозга способны подкреплять доминанту в коре. Распространяться здесь о природе акта внимания не буду, тем более что говорил о нем в другом месте.[23]

Роль доминанты в предметном мышлении я попробую представить на конкретном примере, который характеризует с достаточной опреде-

---

[17] Ferrier D. The functions of the brain. London, 1876, p. 283.

[18] Wundt W. — Grundzüge der physiol. Psychol., 1902, Bd. 1, S. 323.

[19] McDougall W. — Mind, 1902, v. 10, p. 316; 1903, v. 12, p. 153; 1906, v. 15, p. 349.

[20] Эббингхауз Г. Основы психологии. СПб., 1912, с. 182. Изложение теорий внимания см.: Dürr E. Die Lehre von der Aufmerksamkeit. Leipzig, 1907; Nayrae P. Physiologie et psychologie de l'attention. 2 éd. Paris, 1914.

[21] Slaugchter J. M. — J. Psychol., 1901, v. 2, p. 313; Taylor F. — J. Psychol., 1906, v. 12, p. 335.

[22] Zoneff P., Meumann R. — Phylosophische Studien, 1901, Bd 18, S. 51.

[23] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 166—175; Собр. соч., т. 1, с. 125—134. О том, как слабые посторонние раздражители помогают концентрации внимания на скрытых интересах и содействуют выявлению и подкреплению доминанты, очень определенно говорит И. Кант: «Изменчивые подвижные фигуры, которые сами по себе, собственно, не имеют никакого значения, могут приковывать к себе внимание; так, мелькание огонька в камине или капризные струйки и накипь пены в ручейке, катящемся по камням, занимают воображение целыми рядами представлений... и погружают зрителя в задумчивость. Даже музыка того, кто слушает ее не как знаток, например поэта, философа, может привести в такое настроение, в котором каждый соответственно своим целям или своим склонностям сосредоточенно ловит свои мысли и часто овладевает ими и создает такие мысли, которых он никогда так удачно не уловил бы, если бы он одиноко сидел в своей комнате... Английский „Зритель" рассказывает об одном адвокате, который имел привычку во время своей речи вынимать из кармана нитку и безостановочно то накручивать ее на палец, то снова развертывать. Однажды адвокат противной стороны, большой хитрец, вытащил у него из кармана эту нитку, что привело его противника в крайнее замешательство, так что он говорил совершенный вздор. Про него-то и заговорили, что он потерял нить своей речи» (Кант И. Антропология. СПб., 1909, с. 49—50).

ленностью три фазы в развитии предметного опыта. Мне хотелось бы, чтобы меня не обвинили в кощунстве, когда я прикоснусь к прекрасному человеческому образу в прекрасный момент его жизни с чисто физиологической стороны.

Первая фаза. Достаточно устойчивая доминанта, наметившаяся в организме под влиянием внутренней секреции, рефлекторных влияний и пр., привлекает к себе в качестве поводов к возбуждению самые разнообразные рецепции. Это Наташа Ростова на первом балу в Петербурге: «Он любовался на радостный блеск ее глаз и улыбки, относившейся не к говоренным речам, а к ее внутреннему счастью... вы видите, как меня выбирают, и я этому рада, и я счастлива, и я всех люблю, и мы с вами все это понимаем, — и еще многое, многое сказала эта улыбка».[24] Стадия укрепления наличной доминанты по преимуществу.

Вторая фаза. Из множества действующих рецепций доминанта вылавливает группу рецепций, которая для нее в особенности биологически интересна. Это — стадия выработки адекватного раздражителя для данной доминанты и вместе стадия предметного выделения данного комплекса раздражителей из среды: «Наташа была молчалива, и не только не была так хороша, как она была на бале, но она была бы дурна, ежели бы она не имела такого кроткого и равнодушного ко всему вида». Это Наташа у Бергов, по возвращении в Москву. Но вот, «князь Андрей с бережливо-нежным выражением стоял перед нею и говорил ей что-то. Она, подняв голову, разрумянившись и видимо стараясь удержать порывистое дыхание, смотрела на него. И яркий свет какого-то внутреннего, прежде потушенного, огня опять горел в ней. Она вся преобразилась. Из дурной опять сделалась такою же, какою она была на бале».[25]

Ранее Наташа возбуждена, красива и счастлива для всех, изнутри, экстенсивно. Теперь она хороша, и возбуждена, и счастлива только для одного князя Андрея: доминанта нашла своего адекватного раздражителя.

Третья фаза. Между доминантой (внутренним состоянием) и данным рецептивным содержанием (комплексом раздражителей) устанавливается прочная («адекватная») связь, так что каждый из контрагентов (внутреннее состояние и внешний образ) будет вызывать и подкреплять исключительно друг друга, тогда как прочая душевная жизнь перейдет к новым текущим задачам и новообразованиям. Имя князя Андрея тотчас вызывает в Наташе ту, единственную посреди прочих, доминанту, которая некогда создала для Наташи князя Андрея. Так, определенное состояние центральной нервной системы вызывает для человека индивидуальный образ, а этот образ потом вызывает прежнее состояние центральной нервной системы.

Среда поделилась целиком на «предметы», каждому из которых отвечает определенная, однажды пережитая доминанта в организме, опре-

---

[24] Толстой Л. Н. Война и мир, т. 2. М., 1912, с. 199.
[25] Там же, с. 209.

деленный биологический интерес прошлого. Я узнаю вновь внешние предметы, насколько воспроизвожу в себе прежние доминанты, и воспроизвожу мои доминанты, насколько узнаю соответствующие предметы среды.

О предметном мышлении с физиологической стороны высказывался И. М. Сеченов.[26] К нему подходит теперь школа И. П. Павлова по методу условных рефлексов. На этот раз я намеренно не буду касаться вопроса о том, как изложенное здесь относится к превосходным страницам И. М. Сеченова или какое место принцип доминанты занимает в терминах учения об условных рефлексах.[27]

В высшей психической жизни инертность господствующего возбуждения, т. е. доминанта переживаемого момента, может служить источником «предубеждения», «навязчивых образов», «галлюцинаций», но она же дает ученому то маховое колесо, «руководящую идею», «основную гипотезу», которые избавляют мысль от толчков и пестроты и содействуют сцеплению фактов в единый опыт.

VII

Пока доминанта в душе ярка и жива, она держит в своей власти все поле душевной жизни. Все напоминает о ней и о связанных с ней образах и реальностях. Только что человек проснулся, луч солнца, щебетанье за окном уже напоминают о том, что владеет душою и воспроизводит любимую идею, задание, лицо или искание, занимающие главенствующий поток жизни: «Я сплю, а сердце мое бдит». Доминанта характеризуется своей инертностью, т. е. склонностью поддерживаться и повторяться по

[26] Сеченов И. М. 1) Предметная мысль и действительность. — Собр. соч., т. 2. М., 1908, с. 241; 2) О предметном мышлении с физиологической точки зрения. Речь 4 янв. 1894 г. — Труды X съезда рус. естествоисп. и врачей. М., 1894, с. 261.

[27] Для самого возникновения условного рефлекса, т. е. для объяснения того, как может прежний центральный акт вызываться по новым и неадекватным рефлекторным поводам, И. П. Павлов уже в своей мадридской речи 1903 г. предполагал, что соответствующий центр «является в центральной нервной системе как бы пунктом притяжения для раздражений, идущих от других раздражаемых поверхностей» (Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.—Пгр., 1923, с. 20; Полн. собр. соч., т. 3, кн. 1. М.—Л., 1951). Также в стокгольмской речи 1904 г.: «Тот пункт центральной нервной системы, который во время безусловного рефлекса сильно раздражается, направляет к себе более слабые раздражения, падающие из внешнего или внутреннего мира одновременно на другие пункты этой системы» (там же, с. 40). И еще, в московской речи 1909 г.: «Если новое, ранее индифферентное раздражение, попав в большие полушария, находит в этот момент в нервной системе очаг сильного возбуждения, то оно начинает концентрироваться, как бы прокладывать себе путь к этому очагу и дальше от него в соответствующий орган, становясь, таким образом, раздражителем этого органа» (там же, с. 72).

В последнее время, в новом издании своей «Рефлексологии», В. М. Бехтерев говорит также о том, что «более возбуждаемая область обладает вместе с тем бо́льшим притяжением к себе нервной энергии, тормозя другие стоящие с нею в связи области... дело идет о притяжении к более возбужденной корковой области возбуждения из других корковых областей» (Бехтерев В. М. Общие основы рефлексологии человека. Изд. 2-е. М.—Пгр., 1923, с. 161).

возможности во всей своей цельности при всем том, что внешняя среда изменилась и прежние поводы к реакции ушли. Доминапта оставляет за собою в центральной нервной системе прочный, иногда неизгладимый след. В душе могут жить одновременно множество потенциальных доминант — следов от прежней жизнедеятельности. Они поочередно выплывают в поле душевной работы и ясного внимания, живут здесь некоторое время, подводя свои итоги, и затем снова погружаются вглубь, уступая поле товаркам. Но и при погружении из поля ясной работы сознания они не замирают и не прекращают своей жизни. Научные искания и намечающиеся мысли продолжают обогащаться, преобразовываться, расти и там, так что, возвратившись потом в сознание, они оказываются более содержательными, созревшими и обоснованными. Несколько сложных научных проблем могут зреть в подсознательном рядом и одновременно, лишь изредка выплывая в поле внимания, чтобы от времени до времени подвести свои итоги.

Эти высшие кортикальные доминанты, то ярко живущие в поле сознания, то опускающиеся в скрытое состояние, но продолжающие владеть жизнью и из подсознательного, очевидно, совпадают по смыслу с теми «психическими комплексами», о которых говорят Фрейд и его ученики.[28] «Ущемленные комплексы», т. е. попросту заторможенные психофизиологические содержания пережитых доминант, могут действовать патогенно, когда они не были в свое время достаточно вплетены и координированы в прочей психической массе. Тогда последующая душевная жизнь будет борьбою вытесняющих друг друга, несогласных доминант, которые стоят друг перед другом «как инородные тела».

Чем более согласованы между собою последовательно переживаемые содержания внимания, чем непрерывнее ткань прежней жизни сознания, тем более плавны будут последующие переходы душевной жизни от одной доминанты к другой. «Es ist doch ein Genuss, ein so ruhiges Denken zu hören wie das seinige ist», — говорил Людвиг о Гельмгольце.[29]

Надо ли представлять себе доминанту как топографически единый пункт возбуждения в центральной нервной системе? По всем данным, доминанта в полном разгаре есть комплекс определенных симптомов во всем организме — и в мышцах, и в секреторной работе, и в сосудистой деятельности. Поэтому она представляется скорее *как определенная констелляция центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах головного и спинного мозга, а также в автономной системе.*

Когда кора возобновляет прежде пережитую доминанту, дело идет о более или менее подробном восстановлении в организме всего комплекса центральных, мышечных, выделительных и сосудистых явлений. Когда это нужно, кора умеет восстановить прежнюю констелляцию до такой полноты, что переживается вновь конкретное содержание тогдашнего

---

[28] Суханов С. Патопсихология. — В кн.: Новые идеи в философии, вып. 10. СПб., 1913, с. 56—92.

[29] Сеченов И. М. Автобиографические записки. М., 1907, с. 101. Переиздано: М., 1945 и 1951.

опыта, быть может, до галлюцинации. Более обычно восстановление прежде пережитых доминант лишь частичное, экономическое, в виде символов. В связи с этим и комплекс органов, участвующих в переживании восстановленной доминанты, будет сокращенным — может быть, ограничится одним кортикальным уровнем.

Чисто кортикальная доминанта, наверное, есть позднейший продукт экономической выработки. *Кора — орган возобновления и краткого переживания прежних доминант с меньшей инерцией и с целью их экономического сочетания.*

С нашей точки зрения, всякое «понятие» и «представление», всякое индивидуализированное психическое содержание, которым мы располагаем и которое можем вызвать в себе, есть след от пережитой некогда доминанты. След однажды пережитой доминанты, а подчас и вся пережитая доминанта могут быть вызваны вновь в поле внимания, как только возобновится, хотя бы частично, раздражитель, ставший для нее адекватным. Старый и дряхлый боевой конь весь преображается и по-прежнему мчится в строй при звуке сигнальной трубы.

СЕНСОРНАЯ И МОТОРНАЯ ДОМИНАНТА В СПИННОМ МОЗГУ ЛЯГУШКИ [1]

I

В нервной системе можно создать господствующий очаг возбуждения в определенном центральном механизме, и тогда этот очаг будет отзываться облегченным образом на разнообразные раздражения тела животного. Господствующий очаг как бы привлекает к себе волны возбуждения из других областей организма. В пределах «психомоторной зоны» в коре повышенная возбудимость в одном из «центров» предопределяет эффекты от раздражения других точек той же зоны, так что повторяется однообразный результат, как будто раздражается все тот же первый центр повышенной возбудимости.[2] Если на собаке поднять возбудимость «психомоторной зоны» продолжительным раздражением gyri sygmoidei, то вслед за этим уже раздражение и затылочных (зрительных) долей полушарий будет давать двигательные реакции в конечностях и туловище.[3] Подобные отношения могут слагаться и вне коры полушарий: возбужденный аппарат глотания или дефекации отвечает усиленными возбуждениями на раздражения «психомоторной зоны» задних конечностей, в то время как реакции самих задних конечностей оказываются заторможен-

[1] Совместно с И. И. Каплан. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 71—88; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 173—185. — *Прим. сост.*

[2] Введенский Н. Е. О взаимных отношениях между психомоторными центрами. — Журн. О-ва охраны народного здравия, 1897, № 1; Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1952, с. 158—168.

[3] Baer A. — Pflüg. Arch., 1905, Bd 106, С. 562.

ными.[4] Присутствие постоянного местного возбуждения в очаге само по себе может быть источником тормозящих влияний на прочие центры, ибо, как это отметил еще Гольц, «центр, заведующий определенным рефлекторным актом, теряет в смысле возбудимости по отношению к этому акту, если он в то же время испытывает влияния с каких-нибудь других нервных путей, не относящихся до данного рефлекторного акта».[5]

Вот такой временный очаг повышенной реактивной способности центров на разнообразные раздражения тела при одновременном раздражении других центров мы и называем доминантою.

Спрашивается, доминанта как тип межцентральных отношений может ли иметь место и функциональное значение в спинном мозгу как таковом? Опыты с локальным отравлением отдельных участков спинного мозга возбуждающими средствами, например стрихнином, убеждают, что местные и достаточно устойчивые очаги повышенной возбудимости в спинном мозгу создать возможно.[6] Как такой спинномозговой очаг влияет на спинальные реакции? Не можем ли мы по произволу изменять характер этого влияния, меняя очаг в спинном мозгу? Выразится ли и в чем именно выразится спинномозговая доминанта? Чтобы решить эти вопросы, мы избрали следующий путь. В качестве индикатора спинномозговой работы служил нам простой, достаточно выразительный рефлекс: рефлекс потирания задней конечности (Abwischreflex). Очаг же возбуждения создавался то на определенном уровне дорсальной половины спинного мозга стрихнином, то на том же уровне вентральной половины спинного мозга фенолом. Отравление мозга было одностороннее, то справа, то слева от средней линии, в пределах между VI и X сегментами мозга. Мы наблюдали характер изменений в рефлексе потирания при появлении того или другого из этих односторонних спинальных очагов. Выбор ядов определялся положением Бальони, что стрихнин возбуждает преимущественно сенсорные, а фенол — преимущественно моторные элементы спинного мозга.[7] Опираясь на это положение, мы могли формулировать наше искание так: какое изменение в одном и том же рефлексе будут вызывать преимущественно сенсорный и преимущественно моторный очаги повышенной возбудимости в спинном мозгу?

II

Все опыты производились на летних лягушках. Благоприятная сторона летних животных в том, что отравление идет быстрее и при меньших дозировках, — стало быть, легче уловить эффекты от локального

[4] Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных рефлексов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911; Собр. соч., т. 1, с. 32—162.

[5] Goltz F. Beiträge zur Lehre von der Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin, 1869.

действия ядов, пока они не успели еще распространиться в стороны от места первоначального приложения. Неблагоприятная сторона летних опытов в том, что рефлекторный аппарат нежен и легко угнетается. Эта отрицательная сторона в значительной мере устраняется, если животные в течение суток перед опытом выдерживаются на холоду, в подвале.

Для опытов брались спинальные лягушки. В особых случаях оставлялся продолговатый мозг. Вскрывалась поясничная область спинного мозга, и обнажались VI—X сегменты его. Спустя 1 час после операции производилось локальное одностороннее отравление. Кусочек фильтровальной бумаги в 1 мм^2 пропитывался водным раствором Strychnini nitrici Merck (0.1%-ный) и накладывался на заднюю поверхность VI—VII сегментов мозга, иногда немного выше (краниальнее), иногда немного ниже (педиальнее) этих сегментов.[8] В других опытах бумажка предварительно обрабатывалась раствором гуммиарабика и на гуммиарабик наносился раствор фенола (Phenol absolut. Shering 0.1, 1.0 и 2.0%-ный). После совершенного подсыхания такая отравленная бумажка подводилась под спинномозговой ствол сбоку и снизу и накладывалась на ту или на другую сторону брюшной поверхности. Применение гуммиарабика в значительной степени задерживает распространение отравления в мозгу, облегчающееся присутствием влаги в вертебральном ложе мозга и на его брюшной поверхности. Для подкладывания бумажки на брюшную поверхность мозга приходится со всевозможными предосторожностями приподымать мозговой ствол из его ложа тонким стеклянным крючочком; пока оператор держит мозговой ствол несколько приподнятым из ложа, ассистент подводит отравленную бумажку к намеченному месту вентральной поверхности мозга, приблизительно на уровне тех же VI—VII сегментов. Если тотчас после наложения отравляющих бумажек задние конечности на той и на другой стороне дают рефлексы сгибания на прикосновение к пальцам, мозг можно считать в удовлетворительном состоянии и лягушку — годной для опыта. После отравления лягушка освобождалась, и дальнейшее наблюдение велось на свободном животном. Надо при этом следить, чтобы в момент освобождения животное владело симметрично обеими задними конечностями. Для наших опытов вполне пригодны лишь те животные, которые дают выразительные потирательные рефлексы с обеих сторон.

Обычно мы брали сразу по три лягушки для параллельного наблюдения. Общая картина при этом выясняется легче, и вместе с тем поочередное исследование животных само собой создает правильный, достаточно редкий темп раздражения нервных центров, так что они успевают отдыхать между наблюдениями.

Следует заметить, что операция и в особенности процесс отравления сами по себе могут создавать местные очаги повышенной возбудимости,

[8] Беритов И. С. Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры при локальном стрихнинном отравлении спинного мозга. — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1911, т. 5, с. 275.

и очаги эти могут приобретать характер настоящих доминант: наблюдается местное длящееся возбуждение, усиливающееся от разнообразных раздражений, в то время как прочие реакции оказываются угнетенными. Местное возбуждение выражается наичаще клонусом мышц, иннервационные уровни коих испытали травму. Если такая травматическая доминанта затягивается, животное негодно, конечно, для опыта. Но при достаточно осторожном оперировании такие доминанты довольно скоро изглаживаются.

III

При отравлении стрихнином VI—VII сегментов спинного мозга сзади и сбоку общим и постоянным явлением оказывается повышение чувствительности на прикосновение и на щипок в кожной поверхности лапки и живота на стороне отравления. Это местное повышение кожной чувствительности обнаруживается уже через 3—5 минут после отравления и держится дольше всех прочих симптомов отравления, так что его можно было обнаружить иногда еще через 17—20 часов после отравления, когда прочие, описанные ниже симптомы проходили. Следует отметить, что в известную стадию опыта, вероятно в связи с распространением яда от первоначального места его приложения в мозгу, область повышенной чувствительности на коже расширяется, охватывая постепенно спину, противоположную лапку и пр. Тем не менее спустя несколько часов после отравления преимущественное повышение чувствительности будет сказываться всегда на стороне первоначального приложения яда.

В связи с этим первым симптомом стрихнинного отравления стоит следующий характерный симптом, наступающий несколько позже и держащийся значительно менее продолжительное время. Повышенная возбудимость отравленной лапки начинает сказываться уже не только в оживленности ее реакций на непосредственно к ней приложенное раздражение, но с известного момента опыта оказывается, что на раздражители, приложенные к различным другим частям тела, реагирует в первую голову все-таки отравленная лапка. При этом характерным оказывается самое содержание реакций в отравленной лапке. Это — потирание лапки, направленное на свое собственное бедро, на ближайшую брюшную поверхность, или, наконец, реакция отряхивания отравленной лапки. Получается такое впечатление, что отравленная лапка дает рефлексы обороны и удаления раздражителя, приложенного к ней самой, ее бедру и ближайшим поверхностям брюха. Мы называли эту картину, ради краткости, «потиранием лапки самое на себя». В данной фазе опыта поводом для такого движения могут послужить самые разнообразные раздражители, как например поднимание животного со стола на воздух за спину, удар по столу, где сидит животное, прикосновение к виску или к передней лапке на стороне отравления или на стороне противоположной, на-

конец собственная локомоция животного (когда оставлялись на месте высшие мозговые этажи). Как видно, мы имеем здесь весьма своеобразный рефлекс: в ответ на разнообразные и отдаленные раздражения — относительно очень однообразное движение потирания или стряхивания отравленной задней конечности, направленное на ее собственную поверхность и ближайшие поверхности живота.

Как редкое исключение, вместо описанного симптома, мы видели наклонность отравленной лапки давать сильную рефлекторную экстензию, и тогда реакция может переходить в локомоцию — в прыжок с преобладанием экстензии в отравленной стороне.

В качестве варианта в наших опытах отметим еще следующую картину. Иногда, при несколько более высоких отравлениях в спинном мозгу, лапка на стороне отравления начинает давать как бы потирания, направленные на бок или на локоть передней лапки. Через некоторое время это движение переходит в судорожную флексию отравленной лапки с плотным прижиманием ее к боку животного. В это время весьма разнообразные раздражения вызывают лишь усиление этой судорожной флексии отравленной лапки, все более тесное прижимание бедра согнутой лапки к боку животного. Чувствительность на прикосновение в судорожно согнутой лапке оказывается чрезвычайно повышенной.

Эту в сущности исключительную картину в наших опытах со стрихнином мы считаем нужным отметить потому, что она приобретает особый интерес в связи с теми флексиями, которые будут описаны ниже в опытах с фенолом.

Как в типическом случае, когда получается потирание отравленной лапки самой на себя, так и в том исключительном случае, когда возникает судорожная флексия отравленной лапки, мы имеем перед собой типические *доминанты*: разнообразные раздражения животного вызывают или подкрепляют в это время все одно и то же рефлекторное движение потирания на себя или судорожной флексии. И в данном случае эта спинальная доминанта есть именно *сенсорная доминанта*. Мы утверждаем это на основании контрольных опытов с перерезкою VII—IX задних спинальных корешков. После перерезки названных корешков описанные доминанты уже не вызываются стрихнином, и раздражение кожи дает обыкновенное потирание, направленное на фактическое место раздражения. Отсутствие чувствующих корешков в отравленном рецептивном поле предотвращает типическое последствие отравления — Abwisch лапки самой на себя. Стрихнинная доминанта потирания лапки самой на себя и стряхивания возникает лишь при наличности чувствительности в отравленной лапке и именно при повышенной чувствительности в ней вследствие стрихнинного отравления.

Надо заметить, что для обнаружения описанных доминант предпочтительны *слабые* раздражения. Более сильные раздражения затемняют картину, прежде всего ускоряют наступление стрихнинных судорог. С момента же наступления судорог картина становится неблагоприятной для

детального наблюдения за местными реакциями. Наступление общих судорог является признаком распространения стрихнинных влияний в мозгу, и с момента наступления общих судорожных эффектов перед нами уже как бы новая стадия опыта, тогда как явления доминант приурочены к предыдущей, более ранней его стадии. Однако в некоторых случаях по прохождении стадии судорожных эффектов животное переходит опять к более уравновешенной деятельности центров, первичноотравленная лапка обнаруживает опять местно повышенную чувствительность на прикосновение, и опять на некоторое время восстанавливаются явления вышеописанных доминант.

В заключение упомянем еще, что мы сделали несколько наблюдений для освещения следующего вопроса: лапка, сама по себе нечувствительная (т. е. лишенная соответствующих задних корешков спинного мозга), не сможет ли еще участвовать в посторонней стрихнинной доминанте? Если задняя левая лапка лишена своих задних корешков, а стрихнином отравлена область brachialis слева, левая передняя лапка начинает обнаруживать возрастающую чувствительность к тактильным и болевым раздражениям. В это время нечувствительная задняя лапка дает усиленные рефлексы потирания на отравленную переднюю лапку. Это наблюдение подтверждает, что изменение направления в рефлексе потирания и повышенная реактивность стрихнинизированного спинномозгового очага сводятся к повышению возбудимости именно в сенсорных приборах спинного мозга.

IV

Фенол для отравления спинного мозга спереди применялся у нас сначала в 0.1%-ной концентрации. Затем, добиваясь более быстро развивающихся и более резко выраженных картин местного отравления, мы перешли к 1.0%-ной и даже 2.0%-ной концентрациям. В конце мы предпочитали работать при более высоких концентрациях, так как при них описанные ниже картины наступают скорее и выразительнее.

Общая и постоянная черта фенольного отравления мозга спереди выражается в том, что чувствительность в отравленной лапке и в прилежащих местах не изменяется.

Очень скоро, минут через 5—15 после отравления, обнаруживается один из первых признаков отравления в том, что в ответ на самые различные и отдаленные раздражения тела животного инициатива реакции принадлежит мышцам отравленной лапки. При самом легком прикосновении к голове, к передней лапке реагируют первыми и с чрезвычайно сокращенным скрытым периодом мышцы бедра и голени отравленной конечности, и лишь потом реакции наступают в мускулах, более близких к месту фактического раздражения. Этот признак — способность инициировать реакцию — является не только первым по времени наступления, но и наиболее устойчивым, удерживающимся многие часы.

В среднем минут через 20 после отравления повышение возбудимости отравленной лапки сказывается не только в том, что инициатива рефлекторной реакции принадлежит ей, но и в том, что реакция выражена в более резких и быстрых движениях. При раздражении противоположной (неотравленной) лапки раньше и сильнее реагирует лапка отравленная. При раздражении головы и передней лапки на стороне отравления вызывается ускоренный и усиленный энергический потирательный рефлекс отравленной лапки, направленный на место фактического раздражения. Мало того, отравленная лапка способна дать рефлекторное потирание, направленное на место раздражения на противоположной (неотравленной) стороне тела. Это проверено нами в классической обстановке опыта Пфлюгера с «Rückenmarkseele».[9] Таким образом, в отличие от стрихнинной доминанты отравление фенолом не вызывает изменения в направлении потирательного рефлекса: ускоренный и усиленный фенолом потирательный рефлекс продолжает быть направленным на место фактического раздражения.

Характерным и вместе осложняющим обстоятельством при фенольном отравлении оказывается склонность к клонусу в тех мышцах, которые иннервируются из отравленных участков мозга. В некоторых случаях такой клонус в отравленной лапке наступает весьма скоро, через 5—10 минут после отравления, т. е. одновременно с тем, когда инициатива рефлекторной реакции в мозгу переходит к отравленным центрам. У нас сложилось такое впечатление, что появление клонуса в препарате составляет неблагоприятное условие для протекания и даже для вызова в отравленной лапке рефлекса потирания: потирание при наличности клонуса протекает неточно и неловко, так что рефлекс не достигает своей цели, ему не удается сбросить раздражающую кислую бумажку с места раздражения; в других случаях с наступлением в лапке клонуса в ней вообще не удается вызвать потирательного рефлекса. В этих случаях доминанта выражается в том, что при самых разнообразных и отдаленных раздражениях тела реакция инициируется в мышцах отравленной лапки и выражается в их дрожательном клонусе.

Наконец, в качестве более исключительного явления при местном приложении фенола спереди оказывается длительная тоническая флексия отравленной лапки, тоже могущая сделаться доминантою, т. е. усиливаться и возобновляться по поводу самых разнообразных раздражений тела. Относительно этой длительной флексии надо заметить следующее: во-первых, она может ограничиваться сгибанием лишь тазобедренного и коленного сочленений при полном расслаблении кисти, так что тут вряд ли возможно видеть тоническое продолжение позы потирания, как это могло бы показаться на первый взгляд; во-вторых, и это особенно важно, сгибание это, весьма стойкое и сильное, развивается преимущественно на лягушках, висящих в воздухе с опущенными вниз задними

[9] спинномозговая душа (*нем.*).

лапками, но тотчас сменяется совершенным и пассивным расслаблением отравленной лапки, как только лягушка будет посажена на стол. Это характерная связь явлений, повторявшаяся на нескольких экземплярах: сидящая на столе лягушка обнаруживает с известного момента совершенную пассивность отравленной лапки, так что ее можно сгибать, разгибать, оттягивать в стороны без сопротивления со стороны животного, — отравленная лапка как бы исключена из нервного управления со стороны животного. Но только что мы поднимем животное на воздух с висящими вниз лапками, наступает энергическое и длительное пригибание отравленной лапки к туловищу; попытки разогнуть лапку встречают сильное сопротивление, и пассивно разогнутая лапка почти сейчас же возобновляет флексию. Флексия эта обнаруживает способность усиливаться рефлекторно по поводу разнообразных раздражений висящего животного и тогда представляет из себя «доминанту флексии».

Здесь интересная и важная для физиологии спинномозговой доминанты черта: совершенно незаметная или скрытая в одних условиях, она может сказываться весьма выразительно в других условиях. Доминанта флексии в отравленной лапке на подвешенной лягушке сменяется картиною вышеописанной рефрактерности отравленной лапки, как только мы опять посадим лягушку на стол.

Заметим, что состояние флексии при феноле не исключает реакции потирания в отравленной лапке. Реакция потирания вызывается, но протекает, конечно, неловко и с затруднениями на длительно согнутой конечности.

Описанные разновидности доминант от фенольного отравления переднего отдела спинного мозга, именно доминанты потирания отравленной лапки на месте раздражения, доминанты клонуса в отравленной лапке и, наконец, доминанты флексии в ней же, одинаково не зависят от присутствия VII—X задних корешков спинного мозга, как в этом убеждают контрольные опыты с перерезкою этих корешков. Все перечисленные доминанты получаются также на конечностях, лишенных чувствительности. Иными словами, это — доминанты, связанные с повышением возбудимости не в чувствующих элементах спинного мозга. И по топографии отравления, и по тому, что ранее известно было о фенольном влиянии на нервные элементы, описанные картины надо приписывать повышенной возбудимости собственно в двигательных элементах спинного мозга и понимать их как примеры *моторной доминанты.*

V

Останавливаясь на собственно потирательном рефлексе и на тех переменах, которые вносятся в его течение стрихнинным отравлением сзади и фенольным отравлением спереди, мы можем теперь высказать следующее.

Когда стрихнин создает фокус повышенной возбудимости в сенсорных элементах спинного мозга, разнообразные и отдаленные раздражения тела вызывают Abwischreflex, однообразно направленный на гиперестетические участки кожи. Сенсорная спинальная доминанта, поднимая возбудимость потирательного рефлекса, изменяет направление, в котором координируется этот рефлекс.

Когда же фенол создает фокус повышенной возбудимости в моторных элементах спинного мозга, разнообразные и отдаленные раздражения тела вызывают прежний Abwisch, направленный на место фактического раздражения, только рефлекс этот протекает в отравленной лапке с сильно сокращенным скрытым периодом, с пониженными порогами и с большею резкостью движений. *Моторная спинальная доминанта не изменяет направления потирательного рефлекса и лишь повышает его возбудимость.*

Это обобщение имеет в виду, конечно, лишь те стадии опыта, пока при том и другом отравлениях потирательный рефлекс вызывается в достаточно характерном виде, т. е. пока стрихнин не доводит до общих судорог, а фенол — до клонуса.

Изложенные сравнительные наблюдения легко согласимы с тем, что отмечено в так называемом синдроме местного стрихнинного отравления по Дюссер де Баррен, и, с другой стороны, с тем, что было мимоходом подмечено Бальони в потирательном рефлексе при смазывании спинного мозга сзади фенолом. Соответственно тому сегменту спинного мозга, где произведено местное приложение стрихнина сзади, де Баррен наблюдал местное повышение кожной чувствительности, «вероятно, парестетического характера», причем лягушка дает потирание отравленной зоны, а собака лижет и кусает ее.[10] Наши наблюдения дают видеть, во-первых, что этот симптом на лягушке может протекать в условиях чисто спинальной иннервации и, во-вторых, что он возбуждается и поддерживается рефлекторно в порядке доминанты. При действии фенола на спинной мозг Бальони мог наблюдать, что химическое раздражение кожи «дает место координированным импульсам, которые повели бы к потиранию раздражаемого места, если бы выполнение этого движения не было затруднено клоническими вздрагиваниями».[11]

Когда Бальони впервые опубликовал свои наблюдения о действии стрихнина и фенола на спинной мозг, у некоторых физиологов возникло такое представление, будто стрихнин обладает исключительным действием на чувствующие элементы, а фенол — на двигательные, вроде того как различные краски фиксируются элективно различными гистологическими элементами. Такая точка зрения, конечно, неправильна и не вытекает из данных Бальони. Смазывая спинной мозг сзади то тем, то другим ядом, римский физиолог нашел, что стрихнин ограничивается

---

[10] Dusser de Barrene J. G. — Folia neurobiol., 1911, Bd 5, S. 42, 342.
[11] Baglioni S. — Arch. Anat. u. Physioll., 1900, Suppl. Bd., S. 329.

долго возбуждающим действием на чувствующие элементы, оставляя без заметных изменений двигательные. Фенол же очень скоро совершенно парализует чувствующие элементы и, проникнув до двигательных, вызывает в них повышенное возбуждение и клонические импульсы. В сущности разница здесь — в степени возбуждающего действия стрихнина и фенола, с одной стороны, и в степени функциональной стойкости чувствующих и двигательных спинальных элементов — с другой. Можно было бы высказать догадку, что сенсорные элементы спинного мозга менее лабильны, чем моторные, и потому ранее и легче суммируют эффекты от химического раздражения, а также ранее и легче парализуются от них.

Если эти соображения правильны, то надо ожидать, что и фенол при осторожном приложении его к спинному мозгу сзади будет давать, по крайней мере временно, повышение возбудимости в чувствующих элементах, т. е. будет давать нечто аналогичное тому, что наблюдается при отравлении стрихнином.

Мы произвели серию опытов с локальным отравлением спинного мозга сзади 0.1%-ным раствором фенола, повторяя всю прочую обстановку в том виде, как это было в опытах со стрихнином. Ожидания наши вполне оправдались: при осторожном дорсальном применении фенола наблюдается очень выраженное повышение чувствительности в дерматомах, соответствующих отравленному сегменту мозга. Затем потирательный рефлекс определенно направляется на гиперестетические дерматомы, и развивается выраженная доминанта потирания лапки самой на себя и стряхивания. Вообще получается знакомая нам стрихнинная картина, держащаяся на животном очень устойчиво в течение 2—3 часов. И лишь постепенно высокая местная чувствительность в отравленных кожных участках сменяется падением чувствительности. Что смысл явлений при дорсальном фенольном отравлении тот же, как в аналогичной картине дорсального стрихнинного отравления, это доказывается тем, что и здесь необходимо присутствие в отравленных сегментах задних корешков. Если сделать такой опыт: перерезав VII—X чувствующие корешки слева, затем отравить обоюдосторонне VII сегмент сзади фенолом, то доминанта потирания лапки самой на себя, а также стряхивания ее наблюдается только справа.

VI

В серии опытов мы комбинировали дорсальное отравление 0.1%-ным стрихнином с вентральным отравлением 1.0%-ным фенолом.

Здесь надо отметить прежде всего те картины, когда получались с раздельностью сенсорная и моторная доминанты. Если, например, произвести сначала фенольное отравление спереди, а потом стрихнинное сзади в том же сегменте, то определенно выступают знакомые нам кар-

тины в соответствующей последовательности: сначала к отравленной лапке очень выразительно переходит инициатива реакции на всяческие раздражения, но без изменения чувствительности; может развиться и доминанта клонуса. Затем начинает сказываться стрихнинное повышение чувствительности и вместе появляются потирания лапки самой на себя. В эту вторую фазу опыта, когда стрихнинные влияния заявили о себе, потирание на фактическое место раздражения удается лишь при условии, что раздражение ложится в сферу стрихнинной гиперестезии, например на поверхность брюшка близ отравленной лапы. Можно сказать, что в период развития стрихнинной доминанты рефлекторный аппарат отравленной лапки еще «способен разбираться» в локализации раздражения, но лишь при том условии, что место раздражения не выходит из гиперестетической зоны.

Наиболее характерною картиною при комбинированном отравлении мы считаем энергичные тонические флексии отравленной лапки с тесным прижиманием бедра к боку животного. По энергии, т. е. по силе сопротивления насильственному разгибанию, эти флексии значительно мощнее, чем те, что наблюдаются при одном фенольном отравлении и тем более при одном стрихнинном. Характерно, что согнутая таким образом лапка еще может употребляться животным для тех или иных реакций. На животном с сохраненным продолговатым мозгом согнутая и прижатая к боку лапа еще работает в темп с противоположной лапой при попытке локомоции. Впечатление такое, что нервные центры еще могут пускать в дело согнутую лапу при общих сочетанных движениях, но не в силах затормозить этот мощный рефлекторный тонус. Мы называли это явление «насильственной флексией».

Мы отнюдь не считаем, что нижеследующие черты исчерпывают природу этого загадочного явления. Мы отмечаем здесь лишь то, что кажется наиболее выпуклым; но дело требует тщательного специального исследования. В общем мы вынесли такое впечатление, что там, где наиболее выразительно развивается клонус от фенола и также повышение чувствительности от стрихнина, будут наиболее благоприятные условия и для появления насильственной флексии.

Насильственная флексия — несомненно рефлекторной природы и на высоте своего развития протекает по типу доминанты, т. е. ее поддерживают и усиливают раздражения с разнообразных и отдаленных точек тела. Отсутствие чувствительности в самой отравленной лапке (перерезка соответствующих задних корешков) составляет неблагоприятное условие для развития в ней насильственной флексии, но, по-видимому, не исключает ее возможности: она может поддерживаться импульсами с более длинных рефлекторных дуг.

Характерно, что насильственная флексия лапки, сохранившей чувствительность, может быть преодолена почти без сопротивления, если производить разгибание мягким, постепенным движением. Но сильное сопротивление возникает тотчас, как только повести дело грубым, пору-

вистым образом. Не говорит ли это за то, что здесь играет главную роль внутренняя чувствительность мышц, сухожилий и сочленений?

В особенности важно сопоставить насильственную флексию от комбинированного отравления с теми флексиями, которые бывают при дорсальном стрихнинном или при вентральном фенольном отравлении в отдельности. Стрихнинная флексия, во-первых, требует непременного сохранения чувствительности в лапке и, во-вторых, не бывает энергическою. Может быть, это — в самом деле длительно продолжающееся потирание, как толковал И. С. Беритов подобное явление при стрихнинном отравлении brachialis.[12] Фенольная флексия, как мы видели, получается и на бесчувственной лапке и достигает значительной энергии, проявляя значительное сопротивление разгибанию. Кроме того, фенольная флексия обнаруживает, как мы видели, какую-то тесную связь с состоянием рефрактерности или временного паралича в центрах отравленной лапки, повторяющимся всякий раз, как животное из подвешенного состояния будет посажено на стол.

Насильственная флексия при комбинированном отравлении является как бы результатом суммирования стрихнинной и фенольной флексий. И при этом суммировании открывается ряд новых замечательных черт, из которых отметим следующие.

Если тоническая флексия была вызвана заранее вентральным фенольным отравлением, присоединение дорсального стрихнинного отравления может ее затормозить. Когда действовал один фенол, чувствительность не была повышена. Когда прибавился стрихнин, чувствительность в лапке быстро возросла; но флексия выпала. При этом лапка начинает обнаруживать склонность давать теперь уже рефлекторные экстензии.

Далее. Когда комбинированное отравление развивает в отравленной лапке насильственную флексию с характером доминанты, согнутая лапка оказывается неспособною обнаруживать стрихнинные судороги — она как бы исключена из их влияний, тогда как все прочее тело охвачено судорогами. Но через некоторое время насильственная флексия может прекратиться сама собою и смениться склонностью к рефлекторным экстензиям. В это время может получиться такая картина, что при видимом покое всего прочего тела одна только отравленная лапка обнаруживает в виде судорог возбужденное состояние стрихнинизированных центров.

Наконец, необходимо отметить, что местный клонус, вызванный в лапке фенолом, может быть заторможен стрихнинным отравлением.

Специальное исследование этих замечательных картин комбинированного отравления вводит, очевидно, в область самых интимных зависимостей между чувствующей и двигательной половинами рефлекторного аппарата.

---

[12] Беритов И. С. Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры..., с. 271.

VII

Для теории спинальных рефлексов чрезвычайно важно решить, *где слагается центральное торможение*. Н. Е. Введенский полагал седалище центральных торможений в двигательных клетках передних рогов,[13] и это — как для стрихнинных торможений, так и для нормальных координирующих торможений в реципрокной иннервации скелетных мышц.[14] Фрелих полагал координирующие торможения в двигательные нейроны, а стрихнинные торможения — в промежуточные нейроны.[15] Тидеман допускал торможения уже в чувствующей половине спинного мозга.[16] Шеррингтон относил седалище торможений не в двигательный и не в чувствующий, но в промежуточный проводящий нервный субстрат: «Седалище торможения относится вероятнее всего не на счет приводящего нейрона как такового и не на счет отводящего нейрона как такового, но на счет промежуточного проводящего механизма — синапса, или нейрона».[17] Сатаке считал, что тормозящее действие одного чувствующего нерва на эффект от другого должно слагаться в двигательном нерве.[18] Наконец, Браун допускал, что координирующие торможения могут происходить в двигательных элементах спинного мозга.[19]

Мы полагаем, что в наших наблюдениях возможно со значительной отчетливостью различить торможения, слагающиеся в сенсорной области (вероятно, в клетках задних рогов), и торможения, слагающиеся в моторной области (в клетках передних рогов).

Известно, что стрихнинное отравление центров влияет весьма различно на тактильно-болевую чувствительность и на химическую чувствительность кожи: сильно повышая первую, оно так же сильно понижает последнюю. Тут наблюдается как бы обратная пропорциональность. «Чем более повышается возбудимость от стрихнина, — говорит Бальони, — тем менее действительными оказываются химические раздражения, пока они не станут вовсе бездейственными или эффект от них будет с очень длинным скрытым периодом, в то время как на каждое слабое механическое или электрическое раздражение развиваются сильные и продолжительные тетанусы».[20] Это видимое отсутствие химической чувствительности

---

[13] Введенский Н. Е. Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1906, т. 1, с. 48; Полн. собр. соч., т. 4. Л., 1953, с. 262—269.

[14] Введенский Н. Е., Ухтомский А. А. Работы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва. — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1909, т. 3, с. 178; Введенский Н. Е. Полн. собр. соч., т. 4, с. 291—324; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1, с. 5—30.

[15] Fröhlich Fr. — Zschr. allg. Physiol., 1909, Bd 9, S. 103.

[16] Tiedemann A. — Zschr. allg. Physiol., 1910, Bd 10.

[17] Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 105.

[18] Satake J. — Zschr. allg. Physiol., 1913, Bd 14, S. 90.

[19] Gracham Brown T. — Quart. J. Exp. Physiol., 1912, v. 5, p. 299.

[20] Baglioni S. — Arch. Anat. u. Physiol., 1900, Suppl. Bd., S. 230.

является ли отсутствием возбудимости чувствующего аппарата в спинном мозгу? На том основании, что химическая чувствительность стрихнинизированных центров тотчас обнаруживается в сильных тетанусах, как только возбудимость мотонейронов будет поднята фенолом, Бальони догадывался, что дело здесь не в отсутствии возбудимости в стрихнинизированном чувствующем центральном приборе, а в особенностях проведения через него волн возбуждения.[21] Всего проще дело разъясняется здесь теорией парабиоза. С повышением возбудимости в отравленном чувствующем приборе мозга прежние раздражения, дававшие в нем эффект optimum, становятся теперь угнетающими. Но это угнетение, во-первых, неполное и, во-вторых, отнюдь не распространяется на двигательные нейроны. Ибо стоит увеличить возбудимость этих последних фенолом, как получится уже не дальнейшее угнетение, но (при тех же условиях раздражения) сильнейшая насильственная флексия. Значит, стрихнин возбуждает чувствующие элементы мозга и вместе с тем создает благоприятные условия для торможения именно в чувствующих же элементах мозга от длительных и непрерывных раздражений вроде химического.

При фенольном отравлении парабиоз должен слагаться в двигательных нейронах, ибо там же появляется и повышенная возбудимость от яда. Мы видели в действительности, при вентральном фенольном отравлении, развитие сильнейших флексий в отравленной лапке, но эти флексии необыкновенно легко сменяются совершенным угнетением двигательного аппарата той же лапки, как бы параличом его, как только мы перенесем животное из подвешенного состояния в сидячее на столе. В это время лапка оказывается как бы вовсе исключенной на время из-под влияния нервной системы. Такое совершенное исключение из-под каких бы то ни было центральных влияний более всего соответствует тому, чем должно быть торможение самого последнего исполнительного органа нервной системы — двигательной нервной клетки. Когда фенольная тоническая флексия угнетается от дорсального стрихнинного отравления, когда фенольный клонус тормозится при том же условии, дело идет также об угнетении в самих мотонейронах. Таким образом, мы приходим к заключению, что при вентральном фенольном отравлении торможения могут локализироваться в двигательных клетках передних рогов.

Если торможения на высоте стрихнинного отравления локализируются в чувствующих нейронах задних рогов, а торможения на высоте фенольного отравления локализируются в двигательных нейронах передних рогов, то этим еще не предрешается вопрос о седалище координирующих торможений, например в рефлексе потирания, претерпевающем столь характерные модификации под влиянием повышения возбудимости в чувствующем и в двигательном аппарате спинного мозга. Вероятно, что эти координирующие торможения локализируются во вставочных, проприоспинальных нейронах.

---

[21] Baglioni S. — Zschr. Allg. Physiol., 1904, Bd 4, S. 122.

Мы думаем, что изложенные данные подчеркивают еще раз раздельность и самостоятельность трех аппаратов рефлекторного механизма: во-первых, *чувствующих элементов*, которые только направляют рефлекторное действие, ориентируют его в отношении внешнего раздражения, но само рефлекторное действие является координированным уже помимо чувствующих элементов; во-вторых, *собственно координирующих элементов*, создающих координированное рефлекторное действие, не предрешая направления, в котором оно должно совершиться, и, в-третьих, *двигательных элементов*, только исполнительных для импульсов, которые направлены и упорядочены еще в предыдущих, более центральных элементах.

Главные результаты наших опытов могут быть формулированы так.

1. В условиях спинномозговой иннервации на лягушке возможно вызвать специально сенсорную и специально моторную доминанты в центрах, развивающие различные влияния на один и тот же потирательный рефлекс задней конечности.

2. Сенсорная доминанта сказывается не только в понижении порога возбудимости в отравленном центре, но и в изменении направления, в котором координируется рефлекс: он оказывается направленным на гиперестетическую зону, а не на место фактического раздражения.

3. По функциональному смыслу сенсорная доминанта сближается с явлениями отраженных болей в том истолковании, которое дал им Хед:[22] если из двух чувствующих путей, центрально связанных между собою, один более возбудим, чем другой, то при раздражении менее возбудимого рецепция проектируется все-таки в сторону более возбудимого.

4. При моторной доминанте наблюдается существенно другая картина: повышение местной возбудимости сказывается в том, что при раздражении самых различных мест инициатива возбуждения принадлежит мышцам отравленной лапки, но потирательный рефлекс направлен на место фактического раздражения.

5. Центральные торможения могут слагаться и в чувствующих, и в двигательных, и в промежуточно координирующих элементах спинного мозга в зависимости от конкретных условий текущих иннерваций.

ИНСТИНКТ И ДОМИНАНТА[1]

В статье, ожидающей своего появления на свет в сборнике в память Н. Е. Введенского, озаглавленной «Доминанта как рабочий принцип нервных центров», я развиваю представление о коре головного мозга как о специальном органе «возобновления и краткого переживания прежних доминант с меньшей инерцией и с целью их экономического сочетания».

---

[22] Head H. — Brain, 1893, v. 1, p. 1; 1894, v. 2, p. 339; 1896, v. 19, p. 153.

[1] Науч. изв. Смоленск. гос. ун-та, 1923, т. 1, с. 99—101; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 186—188. — *Прим. сост.*

Доминанта как общий рабочий принцип центров заключается в том, что частью под влиянием внутренних гормонов организма, частью под рефлекторным влиянием совне в нервной системе образуются очаги повышенной возбудимости, которые именно в силу своей повышенной возбудимости будут облегченным образом реагировать на самые разнообразные и отдаленные раздражения, прилагающиеся к организму. Сама по себе доминанта представляется как временно переживаемая, достаточно инертная «констелляция центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах головного и спинного мозга, а также в автономной системе». Когда доминанта заключается в ускоренном акте глотания воды, которая вливается в рот, отдаленные раздражения, не имеющие прямого отношения к акту глотания, стимулируют глотание, не производя реакций на своих ближайших путях.[2] Когда доминанта заключается на весенней лягушке в рефлексе обнимания, отдаленные болевые раздражения, например в задних конечностях, дают явные усиления обнимания при затруднении других ближайших рефлексов.[3] Когда доминанта заключается в повышенной возбудимости чувствующих центров в поясничном отделе спинного мозга лягушки, то самые отдаленные раздражения кожи животного вызывают в задней лапке рефлекс потирания, направленный так, как будто раздражитель действовал на кожу поясничных дерматомеров.[4]

Инерция доминанты сказывается в том, что, однажды возникнув в организме, она имеет тенденцию устойчиво в нем пребывать и возобновляться по весьма простым поводам. След однажды пережитой доминанты, а то и вся доминанта могут быть вызваны вновь в поле внимания, как только возобновится, хотя бы частично, раздражитель, ставший для нее адекватным.

Когда кора возобновляет прежде пережитую доминанту, дело идет о более или менее подробном восстановлении в организме всего комплекса центральных, мышечных, выделительных и сосудистых явлений. Когда это нужно, кора умеет восстановить прежнюю констелляцию до такой полноты, что переживается вновь конкретное содержание тогдашнего опыта, быть может, до галлюцинации. Более обычно восстановление прежде пережитых доминант лишь частичное, экономическое, в виде символов. В связи с этим и комплекс органов, участвующих в переживании восстановленной доминанты, будет сокращенным — может быть, ограничится одним кортикальным уровнем.

На одной из физиологических бесед в Петрограде в марте 1923 г. проф. Г. П. Зеленый развил представление об инстинктивных актах, полагая в их основе автоматическое возбуждение определенных центров,

[2] Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911.

[3] Baglioni S. — In: Handb. vergleich. Physiol., Bd 10. Jena, 1912, S. 406.

[4] Каплан И. И., Ухтомский А. А. Сенсорная и моторная доминанта в спинном мозгу лягушки. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 71—88; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1, с. 173—185.

т. е. возбуждение, определяемое внутренними химическими (гормональными) влияниями в организме, тогда как собственно нервные, рефлекторные влияния накладываются уже вторично на эту почву, подготовленную химическими раздражениями. Очевидно, что такой взгляд на природу инстинктов весьма близок к моему представлению о доминанте: в нервных центрах достаточно инертное возбуждение определенной группы центров подготовляется элективным действием гормонов, а однажды возникнув в организме, оно будет определять поведение животного, пока приходящие с чувствующей периферии импульсы будут находить в возбужденной группе центров наиболее легко возбудимый аппарат.

Но вместе с тем представление о доминанте помогает разобраться в вопросе: всегда ли и обязательно ли для всякого переживания инстинктивного акта должно предполагать гормональную подготовку центров? Не подлежит сомнению, что однажды пережитый в гормональном порядке инстинктивный акт может быть потом воспроизведен со значительной полнотой уже без гормональных влияний, чисто нервно-рефлекторным путем, лишь только возобновится, хотя и частично, прежняя обстановка во внешней среде. Тут-то и выступает роль головного мозга как возобновителя прежних доминант с меньшей инерцией, в экономическом сокращении. Сельским хозяевам известно, что жеребец, кастрированный до того, как он узнал кобылу, будет гулять в табуне с кобылами, не обнаруживая в отношении их половых поползновений. Напротив, жеребец, кастрированный после того, как он попробовал кобылу, будет обнаруживать влечение к кобыле и после кастрации.

Бидль (Biedl) допускает половое влечение и эрекцию мозгового происхождения у людей-кастратов.[5]

Таким образом, для первоначального возникновения половой доминанты требуется гормональная подготовка центров или, что то же самое, автоматическое возбуждение половых центров ранее рефлекторных влияний на них; но однажды пережитая половая доминанта может поддерживаться и возобновляться нервно-рефлекторным путем исключительно. Для возникновения (первого проявления) инстинктов нужно присутствие соответствующих гормонов, но однажды проявленный в действии инстинкт возобновляется и живет далее в порядке чисто нервного, рефлекторного фактора.

Я обращаю внимание на изложенное потому в особенности, что здесь на сложноинстинктивном переживании сказывается, быть может, с особою выразительностью и поучительностью значение коры как экономизирующего возобновления в виде сокращенных и значительно менее инертных, чисто нервных переживаний тех актов, которые в прежнем протекали не иначе, как с огромною инерциею при непременном присутствии определенных химических веществ внутри тела и определенных сложных обстоятельств во внешней среде.

---

[5] Б и д л ь А. Внутренняя секреция, т. 2. Пгр., 1915, с. 227.

Проф. Зеленый сообщил, что он намеревается приступить к выработке условного рефлекса при автоматической (гормональной) подготовке деятельности в определенной группе центров, служащей тому или иному инстинктивному акту. Мы не сомневаемся, что искания в эту сторону увенчаются успехом. Выработка временной и достаточно прочной связи между половым возбуждением и внешними раздражителями не представит затруднений, в чем достаточно обнадеживают данные хотя бы психопатологической литературы. Сюда относятся все явления сексуального фетишизма.[6] Со своей стороны мы ожидаем с уверенностью, что после успешной выработки временной связи между внешним «условным» раздражителем и половою доминантою внешний симптомокомплекс этой последней будет вызываться «условным» раздражителем уже и после кастрации подопытного животного. Иными словами, после того как инстинктивный акт будет переживаться в кортикальном порядке, для него не будет уже составлять необходимого условия присутствие гормонов.

И здесь открывается в высшей степени интересный для теории критерий определения того момента, когда совершается перемещение доминанты из спинальных уровней в кору головного мозга: когда внешний симптомокомплекс определенного инстинктивного акта начинает совершаться заведомо без гормональных влияний, мы имеем дело с укреплением данного инстинкта в качестве акта кортикального.

ДОМИНАНТА И ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ОБРАЗ[1]

I

Первое наблюдение, которое легло в основу понятия доминанты, сделано мною случайно весною 1904 г. Оно заключается в том, что на собаке, в период подготовления к дефекации, электрическое раздражение коры головного мозга не дает обычных реакций в конечностях, а усиливает возбуждение в аппарате дефекации и содействует наступлению в нем разрешающего акта. Но как только дефекация совершилась, электрическое раздражение коры начинает вызывать обычные движения конечностей.[2]

Получалось такое впечатление, что только уравновешенная центральная нервная система реагирует на определенные раздражения постоян-

---

[6] Krafft-Ebing R. V. Psychopathia sexualis. 12. Aufl. Stuttgart, 1903, S. 163—206.

[1] Доклад на II психоневрологическом съезде в Петрограде (декабрь 1923 г.); подробное изложение доклада: Врач. газ., 1924, № 2, с. 26—29; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 189—196. — *Прим. сост.*

[2] Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911; Собр. соч., т. 1, с. 32—162.

ным образом, но как только равновесие в ней нарушено возникшим достаточно стойким возбуждением, так реакции на прежние раздражения существенно изменяются: импульсы, рождающиеся от прежних местных раздражений, направляются теперь совсем по другим путям, их как бы отвлекает теперь на себя возбуждение, возникшее в центрах, и не дает им вызвать прежних, обычных реакций в теле. Импульсы тратятся теперь на то, чтобы поскорее закончить и устранить то текущее возбуждение, которое нарушило равновесие в центрах, и вернуть их к уравновешенному состоянию, когда они могут опять реагировать обычным порядком.

Впоследствии, в 1908—1909 гг., я был привлечен моим учителем Н. Е. Введенским к изучению тех торможений, которые имеют место при реципрокной иннервации антагонистических мышц. Реципрокная иннервация антагонистов дает нам выразительный пример того, какое значение имеет нервное торможение при координации нервных актов: в то время как сгибатель сочленения возбуждается центрами, его анатомический антагонист — разгибатель — испытывает центральное торможение. И именно благодаря этому своевременному торможению разгибателя возбуждение сгибателя может направить всю свою энергию на выполнение сгибания без траты на борьбу с антагонистом.

Значение координирующих торможений при иннервации анатомических антагонистов достаточно выяснено Беллем,[3] Боником[4] и в особенности Шеррингтоном.[5]

Со своей стороны, работая над координирующими торможениями антагонистов, я стал приходить к догадке, что в моем наблюдении 1904 г. должны играть роль центральные торможения и также координирующие значения: конечности переставали давать ответы на корковые раздражения в период дефекации не оттого, что до них не доходили корковые импульсы, но оттого, что возбужденный прибор дефекации создавал в них состояние торможения.

Передо мною встал вопрос: реципрокная иннервация анатомических антагонистов с распределением возбуждающих и тормозящих импульсов не есть ли всего лишь частный случай реципрокных иннерваций, особенно зафиксированный и статически постоянный для анатомически постоянных антагонистов? И не является ли постоянным правилом в работе нервной системы реципрокное распределение возбуждающих и тормозящих процессов, только уже динамически подвижное в связи с тем, что анатомически разобщенные органы могут становиться между собою

---

[3] Bell Ch. The anatomy and physiology of the human body. 7th ed. London, 1829.
[4] Beaunic H. — Arch. physiol. norm. et pathol., Sér. 5, 1829, t. 1.
[5] Sherrington Ch. S. 1) On the innervation of autogonistic muscles. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 1906, v. 77, p. 478—497; 1907, v. 79, p. 337; 1908, v. 80, p. 552; 1909, v. 81, p. 249; 2) The intergative action of the nervous system. London, 1911, p. 83—113, 138—156, 199—214, 279—299.

в положение то синергистов, то антагонистов. «Нет никакого основания, — писал я в 1911 г., — ограничивать сферу реципрокной иннервации областью анатомических, механических антагонистов. В такие же реципрокные отношения могут становиться и другие, очень разобщенные между собою центры, когда они регулируют определенное состояние какого-нибудь органа».[6]

В описанном мною явлении есть очень важная черта. В то время как реакции в конечностях оказываются заторможенными, текущее «господствующее» возбуждение дефекации усиливается по поводу таких раздражений, которые не имеют при уравновешенном состоянии центров прямого отношения к дефекации. Значит, тормозя прочие центры, господствующее возбуждение само переживает своеобразное состояние: оно способно подкрепляться весьма разнообразными и отдаленными раздражениями организма.

Предстояло исследовать эту новую, явно закономерную связь между центрами.

II

В 1910 г. для меня стало ясно, что усиленное глотание животного, вызванное вливанием воды в рот, создает в отношении кортикальных иннерваций в конечностях приблизительно такие же отношения, как и дефекация: раздражение коры во время глотания не дает обычных реакций в конечностях, но усиливает глотапие, а когда глотание прекращается, обычные корковые реакции в конечностях восстанавливаются.

Как в дефекации, так и в глотании можно видеть «цепные рефлексы», состоящие из нескольких звеньев, в которых каждое предыдущее влечет за собой последующее. Разорвать однажды возникшую цепь таких последовательных рефлексов трудно. Я предположил, что именно эта стойкость «цепных рефлексов» создает из них могущественных нарушителей равновесия в нервной системе. «Цепной рефлекс есть целый комплекс связанных между собой во времени реакций, направленных в своей последовательности на ... известный разрешающий акт. Он является достаточно обособленною по своей организации и способною поддерживать самое себя цепью возбуждений, пока не достигнуто окончательное, разрешающее возбуждение. Эта обособленность и стойкость должна окупаться столь же стойким торможением других, „антагонистических“ реакций. И в это время вновь приходящая волна возбуждения будет способна вызвать лишь корроборацию возбуждений в цепи „Ketten-рефлекса“».[7]

Надо заметить, что, по исследованиям Н. Е. Введенского, корроборация

---

[6] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 162—163; Собр. соч., т. 1, с. 122—123.

[7] Там же, с. 187—188; Собр. соч., т. 1, с. 135—136.

Кеттен-рефлексы — цепные рефлексы, к которым Ж. Леб (1897) отнес рвоту, дефекацию, глотание и родовой акт; для них характерен роковой характер, их нельзя затормозить с коры головного мозга. — *Прим. сост.*

(подкрепление) создается значительно легче и более слабыми волнами, чем торможение.[8]

Так или иначе, мы оказываемся в самом деле перед совершенно своеобразным сочетанием центральных работ. Достаточно стойкое возбуждение, протекающее в центрах в данный момент, приобретает значение господствующего фактора в работе прочих центров: накапливает в себе возбуждение из самых отдаленных источников, но тормозит способность других центров реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение.

Шеррингтон, узнав о моих исследованиях по посланному мною немецкому резюме, отозвался на них в совместной работе с Брауном в том смысле, что описанные изменения корковых реакций слагаются, вероятно, в коре же, которой свойственно служить стрелочником для возбуждений, переводящим их с одних путей на другие.[9]

Со своей стороны я думал, что дело здесь не в переводке возбуждений с одних путей на другие, но в том, что при одних и тех же путях распространения импульсов по нервной системе волны возбуждения встречают в нервных аппаратах новые состояния, содействующие корроборации (подкреплению) в очагах, уже возбужденных, торможению — в очагах парабиотических. Этому взгляду способствовали навыки мысли, приобретенные в школе Н. Е. Введенского, который показал, как при непрерывном проведении по одному и тому же пути возбуждающие волны могут создавать то корроборацию, то торможение в нервных участках в зависимости от функционального состояния последних.[10] Мое убеждение было таково, что в описанных явлениях нет ничего специфически кортикального, и эти отношения, наверное, доступны центрам всевозможных этажей. Это подтвердилось в последующих опытах.

III

На спинальной лягушке можно создать очаг повышенной возбудимости в центрах определенного рефлекса, применяя местное стрихнинное отравление. Если такой очаг соответствует спинальным участкам, иннервирующим рефлекс потирания, то этот рефлекс будет теперь вызываться и по поводу таких раздражений, которые на уравновешенной нервной системе вызывают рефлекс сгибания. Это показал И. С. Беритов, работая в нашей лаборатории.[11] М. И. Виноградов подтвердил, что стрихнинный

---

[8] Введенский Н. Е. 1) Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. — Работы физиол. лаб. СПб. ун-та, 1906, т. 1; Полн. собр. соч., т. 4. Л., 1953, с. 202—269; 2) Взаимное подкрепление (корроборация) обоих блуждающих нервов в их действии на сердце. — Рус. врач, 1913, № 51; Полн. собр. соч., т. 4, с. 343—351.

[9] Sherrington Ch. S., Graham Brown T. On the instability of a cortical point. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 1912, v. 85, p. 250—277 (проверка данных магистерской диссертации А. А. Ухтомского, — *прим. сост.*).

[10] (Введенский Н. Е.) Wedenskii N. E. — Pflüg. Arch., 1903, Bd 100; Полн. собр. соч., т. 4, с. 14—146.

[11] Беритов И. С. — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1911, т. 4—5.

очаг не только дает свойственную ему реакцию по разнообразным поводам, не имеющим прямой связи с ним, но и тормозит другие спинальные центры.[12] Не только поведение целого животного, но, если так можно выразиться, и поведение спинного мозга резко изменяется в зависимости от того, что в центрах возник очаг повышенной возбудимости. Подкрепляя свое возбуждение по отдаленным поводам, он тормозит прочие центры. Полагая, что это межцентральное отношение имеет принципиальное значение для работы центров, я отметил его именем «доминанты».[13]

Впоследствии И. И. Каплан, в совместной работе со мною, показала, что можно создать раздельно сенсорную и моторную доминанты на спинальной лягушке, подвергая спинномозговые участки местному отравлению то сзади (стрихнином или фенолом), то спереди (фенолом). Сенсорная доминанта в области потирательного рефлекса выражается в том, что, где бы мы ни раздражали лягушку, она все дает потирание на те кожные участки, которые соответствуют отравленному сегменту мозга: рефлекс прекрасно координирован, но направлен не на фактическое место раздражения, а на гиперестетическую зону кожи. Фигурально выражаясь, можно сказать, что спинной мозг толкует теперь различные раздражения так, как будто они приложены к гиперестетической зоне. Напротив, моторная доминанта в области потирания лишь ускоряет и усиливает потирательное движение, но оно направлено на фактическое место раздражения. Центры проецируют раздражение совершенно правильно, и лишь двигательное осуществление реакции становится ускоренным и порывистым.[14]

Исследование Ю. М. Уфлянда[15] показало, что вышеописанная фармакологическая доминанта в спинном мозгу хорошо вызывается на спинальной лягушке и на целой лягушке; сравнительно трудно вызывается при сохранении продолговатого мозга и почти вовсе не вызывается на децеребрированной. Как объяснить этот замечательный факт? Я склонен объяснить его так, что у лягушки с продолговатым и тем более со средним мозгом имеется в центрах другая доминанта, именно локомоторная, и она тормозит прочие: фактически всякие раздражения вызывают на таких препаратах локомоцию.

Ю. М. Уфлянд[16] выяснил типические черты доминанты в обнимательном рефлексе весенней лягушки. Здесь нервный очаг подготовляется вну-

---

[12] Виноградов М. И. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, с. 47.

[13] Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 4, с. 31; Собр. соч., т. 1, с. 163—172.

[14] Каплан И. И., Ухтомский А. А. Сенсорная и моторная доминанта в спинном мозгу лягушки. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 71—88; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1, с. 173—185.

[15] Доклад на Петроградских физиологических беседах в Институте мозга, 1923 г.

[16] Доклад на II психоневрологическом съезде (Пгр., 1923); см. также: Уфлянд Ю. М. Естественная доминанта у самца лягушки в период обнимательного рефлекса. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 80—91.

трисекреторными влияниями. Это — прекрасный пример естественной, а именно *гормональной доминанты.*

Р. С. Кацнельсон и Н. Д. Владимирский обнаружили доминанту в ганглиях брюхоногого моллюска. Когда возбудимость одного из прикротовых ганглиев моллюска повышена стрихнином или предварительным механическим раздражением, последующее раздражение других нервных элементов животного однообразно вызывает ту позу ноги, которая обыкновенно является реакцией первого ганглия.[17]

Исследование И. А. Ветюкова обнаружило, что спинальная доминанта на лягушке вызывается рефлекторно-ритмическими, довольно сильными, но редкими индукционными ударами, падающими на чувствующий нерв, тогда как подкрепление доминанты слагается лучше всего от слабых тетанизаций отдаленных нервных ветвей.[18] Упорное, редкое, ритмическое раздражение производит, по-видимому, особенно сильное впечатление на центры, способствуя накоплению в них местного стойкого возбуждения.

Все данные говорят за то, что *доминанта есть не привилегия высших нервных этажей, но общий рабочий принцип нервных центров.*

IV

Доминанта создается односторонним накапливанием возбуждения в определенной группе центров, как бы за счет работы других центров. Это — как бы принципиальное нарушение равновесия между центрами. Спрашивается, где же конец этого нарушения? Чем определяется конец доминанты?

Когда доминанта представляет из себя цепной рефлекс, направленный на определенный разрешающий акт, то, рассуждая теоретически, разрешающий акт и будет концом доминанты. Когда глотание, дефекация, обнимание достигли окончательного акта, это и будет концом соответствующей доминанты и именно эндогенным ее концом.

Но возможно возникновение в центрах новой доминанты, несовместимой с первой. Склонность к беспокойной локомоции у децеребрированного животного не дает укрепиться доминанте потирания. Возникновение новой доминанты, функционально несовместимой с первою, намечает экзогенный конец для первой.

Мыслимо, далее, прямое торможение доминанты с высших этажей центральной нервной системы, например с коры. Мы знаем, что и возбуждение, и торможение с коры особенно могущественно по своему действию на спинальные центры. Но, по всем данным, это торможение с коры, направленное на доминанту «в лоб», достигается наиболее трудно. Это — задача «не думать про белого бычка», задача теоретического мора-

[17] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 35; Собр. соч., т. 1, с. 49.

[18] Доклад И. А. Ветюкова на заседании Петроградского общества естествоиспытателей (декабрь 1923 г.).

лизирования. Кора более успешно борется с доминантами, не атакуя их «в лоб», но создавая новые, компенсирующие доминанты в центрах, могущие свести их на нет.

Наконец, еще исследование 1910 г. показало мпе, что стойкое, подкрепленное возбуждение центра само по себе способно подготовить в нем процесс торможения как отрицательный след за возбуждением.[19] Это — новое выражение «специального контраста», описанного Шеррингтоном.[20] Английский физиолог изучил его на явлении «postinhibitory exaltation». В описанном мною явлении мы имеем то же, только навыворот, и его надо назвать «postexcitatory inhibition». Теперь в моей общей работе с И. А. Ветюковым доказано, что уже на спинальной лягушке два чувствующие нерва-синергиста, вызывая взаимное подкрепление рефлекторной реакции, тотчас за подкреплением рождают торможение соответствующих центров.[21] Значит, подкрепление доминанты посторонними импульсами, играющее такую существенную роль в ее характеристике, само по себе может подготовить ее торможение, т. е. положить ей конец.

По мере затухания доминанты все более сужается сфера тех раздражений, которые могут ее подкреплять, и вместе с тем все менее тормозятся прочие реакции, постепенно выходя из сферы влияния доминанты; сам же доминирующий рефлекс вызывается все с более ограниченного рецептивного поля, последнее постепенно входит в свои границы. Рефлекс потирания левой задней лапой в состоянии доминанты, вызываемый с отдаленных поверхностей тела, возвращается к тому нормальному состоянию, когда он вызывается лишь с левой поверхности спины, брюха и с самой конечности. Но замечательно, что на спинальной лягушке доминанта, однажды вызванная местным стрихнинпым отравлением, может восстановиться на другой день после отравления. Доминанта потирания, вызванная местным стрихнинным отравлением, развивается минут через 10—20 после отравления и держится в выразительной форме минут 40—60, но затем прекращается, по мере того как возбуждение охватывает новые и новые мышечные группы. Но иногда можно видеть, что на другой день у того же животного при притупленной возбудимости прочих центров опять выступает повышенная работа прежней, отравленной, дуги потирания.

В общем доминанта характеризуется своею *инерцией* не только в том смысле, что, однажды вызванная, она стойко держится в центрах и подкрепляется разнообразными раздражениями, но и в том, что, однажды вызванная, она может восстановляться.

---

[19] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 66, 100; Собр. соч., т. 1, с. 67—68, 86.

[20] Sherrington Ch. S. 1) — J. Physiol., 1909, v. 38, p. 375; 2) The integrative action. . ., p. 194, 212.

[21] Ухтомский А. А., Ветюков И. А. Торможение вслед за возбуждением. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1, с. 51—59, см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 20—25 (postinhibitory exaltation — экзальтация после торможения, postexitatory inhibition — торможение после возбуждения, — *прим. сост.*).

V

Постепенно для меня становилось все более ясным, что доминанта не только является нормальным рабочим принципом центров, но ей принадлежит существенная роль в процессе новообразования реакций на среду.

Когда половой аппарат находится в возбужденном состоянии под влиянием внутренней секреции, разнообразные раздражения действуют в руку подкрепления его возбуждений. Множество новых и неожиданных, так сказать, *диффузно-безразличных* поводов оказываются теперь его возбудителями.

Но это продолжается недолго. Сфера подкрепляющих раздражителей постепенно сужается и специализируется. Из массы действовавших новых поводов будут закрепляться лишь те, которые *биологически интересны* именно для данного индивидуального полового аппарата с его наследственностью и историей. Таким образом, доминанта выловит из множества поводов лишь те, которые окажутся в биологическом сродстве с нею. И эти новые поводы, закрепившись, станут уже адекватными раздражителями доминанты. А став адекватными раздражителями для доминанты, новые поводы будут вызывать уже вполне избирательно только ее. Так, мать, крепко спящая под гром артиллерийской пальбы, просыпается на легкий стон своего ребенка.

Внешним выражением доминанты является определенная работа или рабочая поза организма, подкрепляемая в данный момент разнообразными раздражениями и исключающая для данного момента другие работы и позы. За такою работой или позой приходится предполагать возбуждение не единого местного очага, но целой группы центров, быть может широко разбросанных в нервной системе. За половой доминантой скрывается возбуждение центров и в коре, и подкорковых аппаратах зрения, слуха, обоняния, осязания, и в продолговатом мозгу, и в поясничных частях спинного мозга, и в секреторной, и в сосудистой системах. Поэтому надо полагать, что за каждой естественной доминантой кроется возбуждение целого *созвездия* (*констелляции*) центров.

В целостной доминанте надо различать, прежде всего, *кортикальные и соматические* компоненты. Восстановление однажды пережитых доминант происходит преимущественно по кортикальным компонентам. Большее или меньшее восстановление всей прежней констелляции, отвечающей прежней доминанте, приводит к тому, что прежняя доминанта переживается или в виде сокращенного символа (психологическое «воспоминание») с едва приметными возбуждениями в мышцах, или в виде распространенного возбуждения со всеми прежними сосудистыми и секреторными явлениями. В связи с этим прежняя доминанта переживается или очень сокращенно с весьма малой инерцией — одними церебральными компонентами, или она переживается со всей прежней инерцией, надолго занимая собою работу центров и вытесняя в них прочие реакции.

Перемещение центра тяжести доминанты к ее кортикальным компонентам и способность доминанты восстановляться по кортикальным компонентам сказываются особенно ясно на так называемых инстинктивных актах.[22] Возбудимость полового аппарата у жеребца прекращается навсегда после кастрации, если до кастрации жеребец не испытал coitus. Половая доминанта в таком случае просто вычеркнута из жизни такого животного. Но если до кастрации coitus был испытан и кора успела связать с ним зрительно-обонятельные и соматические впечатления, половое возбуждение и попытки ухаживания будут возобновляться у мерина при приближении к кобылам. Эндокринные возбудители доминанты исчезли, но она все-таки может восстановить свои соматические компоненты чисто нервным путем, рефлекторно, по кортикальным компонентам.

Приложение принципа доминанты к изучению инстинктов еще ждет своей очереди.

VI

Я не спешил с сообщениями о принципе доминанты — выступил с речами о нем в 1922 г., хотя в общих чертах он предносился мне с памятного наблюдения 1904 г. Всякой общей мысли о науке полезно вылежаться, пока она выявит достаточно оснований для себя. Когда я выступил в первый раз с докладом о доминанте, ученики И. П. Павлова стали указывать мне, что в их школе уже давно предполагается нечто подобное выдвигаемому мною принципу. Вчитываясь в «Двадцатилетний опыт» И. П. Павлова, я убеждаюсь, что доминанта играет роль ключа для объяснения того механизма «временных связей», который открыт Иваном Петровичем в работе высших кортикальных рефлексов. Уже в мадридской речи И. П. Павлов объяснял установку временной связи предположением, что возбужденный центр «является как бы пунктом притяжения для раздражений, идущих от других раздражаемых поверхностей».[23] Со своей стороны я пришел к признанию принципа доминанты из мысли о подвижном антагонизме, подвижной реципрокности в динамике нервных центров. Из изложенного здесь, я надеюсь, достаточно очевидно, что мы имеем в доминанте уже не предположение, не допущение, а реальный факт, по крайней мере в низших центральных этажах. Таким образом, то, что предвидится И. П. Павловым при изучении нервной системы с ее кортикального конца, осязательно открывается для нас при наблюдении ее со спинального конца. Без сомнения, намеки на принцип доми-

---

[22] Ухтомский А. А. Инстинкт и доминанта. — Науч. изв. Смоленск. гос. ун-та, 1923, т. 1, с. 99—101; Собр. соч., т. 1, с. 186—188.

[23] Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.—Пгр., 1923, с. 20, 40, 72; Полн. собр. соч., т. 3, кн. 1. М.—Л., 1951.

нанты могут быть найдены в работах В. М. Бехтерева.[24] Я нахожу их во множестве у Фрейда.[25] Наконец, они есть еще у Канта.[26]

Плоха та истина, которая видна только от печки. В том и истина, что она видна, откуда к ней ни подойти. И для меня является великим ободрением и радостью, что намечающийся у нас принцип доминанты выводит нас на те же пути, которыми идет работа И. П. Павлова. Не меньшим подкреплением является для меня глубоко сочувственное отношение В. М. Бехтерева и его учеников.

Мой доклад о принципе доминанты на психоневрологическом съезде был встречен с бо́льшим сочувствием, чем я ожидал, но вызвал и такое возражение, которого я совсем не ожидал. Возражение это, собственно, такого рода, что я не имел бы основания говорить о нем в печати, если бы оно не было сделано перед ученой аудиторией съезда. Оппонент заявил по поводу доклада, что «это недоразумение, ибо принцип доминанты дан уже Шеррингтоном». Тогда я не расслышал цитаты, на которую ссылался почтенный оппонент, и думал, что дело идет о неизвестной мне новой работе физиолога Англии. Если бы это было так, я не мог бы сказать ничего другого, чем то, что я ответил оппоненту. Моя физиологическая мысль в значительной мере воспитана Шеррингтоном, и если бы оказалось, что оксфордский физиолог со своей стороны пришел к признанию принципиального значения доминанты в центрах, это доставило бы для меня живую радость. В моем докладе менее всего играли роль инстинкты собственника. К сожалению, я потом узнал, что оппонент ссылался на старую работу Шеррингтона, а именно на IX главу его сочинения «The integrative action of the nervous system», опубликованную в 1906 г. и перепечатанную в 1911 г. Я должен сказать, что в своей преподавательской деятельности я издавна горячо пропагандирую эту книгу Шеррингтона, и в частности блестящую, до сих пор мало оцененную IX главу. Но, к сожалению, там нет и намека на принцип доминанты, а дело идет о «the dominance of the brain», т. е. о биологическом значении преобладания головного мозга над низшими мозговыми этажами. Видимо, простое фонетическое совпадение слова «the dominance» с моим термином «доминанта» и послужило поводом к заблуждению оппонента. А самое «недоразумение» объясняется одною из двух возможностей: или оппонент не читал главы, на которую ссылался, или в сущности не слышал, о чем шла речь в моем докладе.

Непосредственными предшественниками в установлении принципа доминанты должны быть названы Джемс[27] и Мак-Доуголл.[28] Но их пред-

---

[24] Бехтерев В. М. Общие основы рефлексологии человека. 2-е изд. Пгр., 1923, с. 161.

[25] Фрейд З. Лекции по введению в психоанализ. Основные психологические теории в психоанализе. М., 1923.

[26] Кант И. Антропология. М., 1900, с. 49—50.

[27] James W. The principles of psychology, v. 2. Boston, 1891, p. 579—592.

[28] McDougall W. — Brain, 1903, v. 26, p. 153.

ставления абстрактны и далеки от признанных физиологических положений. По-видимому, пришло время для того, чтобы общие предположения и схемы этих ученых приобрели конкретное физиологическое содержание.

Необходимо признать, что методика сочетательных и условных рефлексов превосходна для изучения того момента в жизни доминанты, когда она подбирает для себя новые, биологически интересные для нее рецептивные поводы. Но это лишь один из моментов в жизни доминанты. Для всецелого постижения ее жизни придется опуститься в кропотливое изучение интимной межцентральной работы. Для теоретических пониманий школы Н. Е. Введенского доминанта может и должна быть истолкована совершенно независимо от «замыкания контактов» или от «переводки путей» между центрами. Все принципиально объяснимо в условиях непрерывной нервной сети, в которой отдельные участки несут на себе переменные задачи в зависимости от функционального состояния. Каким образом в этой нервной сети разбегающиеся волны возбуждения устанавливают накапливающиеся корроборации в одних участках и торможения в других? Как волны, бездейственные, по-видимому, в полях торможения, могут еще действовать в руку корроборации в участках, где сформировалась доминанта? Вот вопросы, которые стоят перед нами на очереди.

VII

Психологический анализ в конечном счете направлен на ту же задачу, что и физиологический: на овладение человеческим опытом, на овладение самим собою и поведением тех, с кем приходится жить.

Старинное искание психологов, как и недавнее еще искание Маха, шло в сторону изучения «ощущений» как последних элементов, из которых слагается опыт. Доискиваясь наипростейших элементов опыта, мысль перешла в свое время от «простых ощущений» Юма к «petites perceptions» [29] Лейбница. Великий изобретатель метода бесконечно малых хотел и здесь разрубить узел при помощи своеобразных дифференциалов. Но конкретные ощущения всегда оказывались уже сложными образованиями, заключающими в себе элементы синтеза и суждения. «Простое ощущение» есть в сущности абстракция, более или менее полезная аналитическая фикция, тогда как реальный и живой опыт имеет дело всегда с *интегральными образами*. Для каждого из нас непререкаемою реальностью опыта являются не «ощущения», а такие сложные образы, как этот зал в данный момент со всем его содержанием, любимое человеческое лицо, смерть друга, война, революция, те «истины», которым мы преданы. То, что всплывает на поверхность нашего сознания из того, что глубже сознания, уже на самом пороге оказывается сложным и многообразным синтезом. Кто же является образователем этих синтезов в нашей организации?

---

[29] незначительные ощущения (*франц.*).

Работа доминанты здесь совершенно ясна. Всякий интегральный образ, которым мы располагаем, является достаточным продуктом пережитой нами доминанты. В него отлилась совокупность впечатлений, приуроченных к определенной доминанте, которая имела в нас свою историю. По этим остаточным продуктам прежняя доминанта может быть восстановлена до большей или меньшей полноты. Когда прежняя доминанта восстанавливается по своим кортикальным компонентам, она может быть пережита экономически, как мимолетное «воспоминание» с ничтожной инерцией. И тогда она без изменения, как постоянный и однозначный интегральный образ, скроется опять в складах памяти. Но она может быть восстановлена и пережита вновь с почти прежнею полнотою, с оживлением работы во всей соматической констелляции. Тогда она вновь надолго занимает своею инерцией работу центров, подбирает вновь биологически интересные для нее раздражения из новой среды и обогащает мозг новыми данными. После такого же оживленного переживания доминанты соответствующий образ сказывается вновь переработанным и уходит в склады памяти более или менее глубоко переинтегрированным.

Сравните в этом отношении ваши переживания, когда вы встречаете вновь в вашей памяти давно знакомый вам образ конуса. Вы знаете, что, кроме известных вам геометрических свойств, в нем не найдете ничего нового, и, использовав его для данного момента, вы откладываете его в склады памяти без всяких перемен. Конус для вас, так сказать, решенный интеграл, успокоенный, зафиксированный, навсегда однозначный препарат, лишенный всего «субъективного».

Сравните, с другой стороны, ваши переживания, когда после разлуки вы встречаете старого друга. Все прежние волнения переживаются вновь, жадно избираются новые впечатления, и, когда прежний друг уходит опять, вас удивляет, как образ его переинтегрировался для вас — оттого ли, что вы сами изменились, оттого ли, что он оказался теперь не тем, что вы о нем думали. Друг остался для вас волнующим мучительным образом, наполненным «субъективными» оценками.

Старая доминанта возобновляется или для того, чтобы при новых данных обойтись при помощи старого опыта, или для того, чтобы по новым данным переинтегрировать старый опыт.

Один из идеалов науки в том, чтобы мысль оперировала с одними успокоенными, зафиксированными, однозначными образами, освободившись от всего «субъективного». Однако именно мы, биологи, в своей молодой, живо преобразующейся науке знаем более чем кто-либо, как относительны и подвижны наши исходные понятия и образы и как они переинтегрируются вновь и вновь по мере роста знания. Но это так и для всякой науки, пока она не замерла в схоластике.

Что может быть успокоеннее геометрии с ее образами, столь прозрачными для мысли? Но явились великие революционеры Гаусс, Лобачевский, Риман, чтобы переинтегрировать все основания древней науки, казавшиеся для школы столь незыблемыми.

Что более определенно и незыблемо в науке, чем механика? Но пришли Минковский и Эйнштейн, чтобы переинтегрировать самые коренные ее представления. И наиболее дерзновенное предсказание Эйнштейна, мне кажется, в том, что сам человеческий опыт, его основные интегральные образы и физиологическое восприятие форм могут быть изменены и преобразованы согласно с новыми концепциями пространства и времени.[30]

Наука, как и все отрасли человеческого опыта, подвержена влиянию доминирующих тенденций, т. е. тех доминант, при помощи которых подбираются впечатления, образы, убеждения: «Der Teufel spricht immer vom seinen Schwanze».[31] Мировоззрение, как известно, всегда сто́ит своего носителя, точно так же как картина запечатлевает лишь то, что и как умел видеть художник.

Последний вывод, который я хочу здесь сделать, следующий.

Чтобы овладеть человеческим опытом, чтобы овладеть самим собою и другими, чтобы направить в определенное русло поведение и саму интимную жизнь людей, надо овладеть физиологическими доминантами в себе самих и в окружающих.

Фауст не спорит с Вагнером: «Du hast vohl Recht; ich finde nicht die Spur von einem Geist, und alles ist Dressur».[32]

Лишь бы дрессура человечества была исполнена благоволением к нему!

О СОСТОЯНИИ ВОЗБУЖДЕНИЯ В ДОМИНАНТЕ[1]

I

Орудия мысли — понятия текучие так же, как и их носители — живые люди. Это так в житейской практике, так и в науке. Ущерб здесь наступает лишь тогда, когда рыхлость границ между понятиями начинает порождать бесплодные словесные споры или, еще хуже, приводит к ложным утверждениям; когда наступает такой момент разрыхленности понятий, в науке возникает потребность пересмотра употребительных терминов и, если возможно, фиксирование вновь их условного, делового значения.

---

[30] Einstein Alb. Geometrie und Erfahrung. Berlin, 1921.

[31] Черт всегда говорит о своем хвосте (*нем. пословица*).

[32] Акцентируя внимание читателей на значении самовоспитания и организации поведения личности в коллективе, Ухтомский приводит слова Фауста о том, что воспитание такого филистера и педанта, каким Гете обрисовал Вагнера, может быть осуществлено не посредством разумной системы, а с помощью дрессировки: «Ты совершенно прав, я не нахожу здесь и следа духа (ума), и все это является дрессировкой». — *Прим. сост.*

[1] В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 3—15; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 208—220. — *Прим. сост.*

Нервная физиология, очевидно, переживает сейчас именно такой момент. Появляются попытки пересмотра самых основных понятий вроде «рефлекса», «возбудимости», «возбуждения» и т. п.[2] Со своей стороны я думаю, что рабочие понятия науки должны быть *понятиями измерения*. Совершенно бесплодно поэтому пытаться фиксировать в наше время, например, такие определения: «возбудимость есть свойство живого вещества реагировать на раздражение», а «возбуждение есть процесс, возникающий от раздражений». Это, конечно, немощная и ни к чему не ведущая попытка вернуться к определениям схоластики.

Сейчас я намерен пересмотреть характеристически черты состояния возбуждения в доминанте. Для этого необходимо условиться относительно точного значения употребительных физиологических терминов. А чтобы сделать это, надо дать отчет в том, как тот или иной термин фактически употребляется на практике деловым образом.

Под «возбудимостью» мы понимаем на практике предельные величины того или иного физического или химического фактора, при которых этот фактор еще способен вызвать реакцию в живом веществе. Измеряется возбудимость в шкале линейно возрастающего раздражителя. Соответственно возбудимость понимается нами на практике как величина линейная.

Под «возбуждением» мы понимаем величину реакции живого вещества на раздражение. Измеряется она, во-первых, величиною отклонения от уровня, условно принятого за уровень покоя, и, во-вторых, временем, в течение которого это отклонение продолжается, например площадями тетануса или суммою площадей токов действия за определенный интервал времени. Возбуждение в нашей практике есть величина квадратическая (или — по крайней мере квадратическая).

В силу того, что возбуждение есть величина квадратическая, оно способно к алгебраическому суммированию. Когда ряд раздражителей, дающих в отдельности очень малые величины возбуждения, оказывается способным, при одновременном или последовательном приложении, дать большую величину возбуждения, мы говорим, что эффекты от раздражения суммируются, и предполагаем, что процессы, лежащие в основе возбуждения, накапливаются.

Если эффект от раздражения выражается во внезапном возвращении к уровню, который мы условно приняли при отсчете за уровень покоя, и тем более когда эффект выражается в снижении за уровень покоя, мы говорим, что раздражитель вызвал эффект отрицательный, тормозящий. Когда такой отрицательный эффект от раздражения при дальнейшем раздражении увеличивается, мы говорим, что и торможение суммируется.[3]

Поскольку возбуждение из положительных величин переходит к отри-

[2] Beritoff I. S. — Ergebn. Physiol., 1924, Bd 23, Abl. 1, S. 33; Васильев Л. Л. — В кн.: Новое в рефлексологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 1.

[3] Sherrington Ch. S., Roaf H. F. — Quart. J. Exp. Physiol., 1910, v. 3, p. 209.

цательным в зависимости от величины раздражителя, мы говорим, что возбуждение и торможение суть функции от величины раздражителя.

Поскольку один и тот же раздражитель в одном и том же приборе вызывает то положительное возбуждение, то торможение, мы говорим, что возбуждение и торможение суть функции от состояния прибора.

Когда возбуждение и торможение зависят от величины раздражителя или также от состояния реагирующего прибора, которое в свою очередь оказывается следствием раздражения, мы имеем ряд, где возбуждение и торможение зависят в конечном счете от прилагаемого нами раздражения: $E=f(R)$.

Но когда состояние реагирующего прибора зивисит от привходящего нового фактора, например от вовлечения в сферу реакции нового центра, который в свою очередь развивает влияние на наш прибор, зависимость реакции в последнем будет более сложная: $E=f\ (R,\ a,\ b,\ c,\ d)$, где R — наш раздражитель, а $a,\ b,\ c,\ d$ — факторы (например, центры), вовлекающиеся в сферу реакции при ее протекании.

Когда один из факторов (центров, вовлеченных в сферу реакции в течение самой реакции, скажем, d), приобретает доминирующее значение в качестве определителя конечного результата, я предлагаю обозначить его «доминантою».

Когда вовлечение в сферу реакции центра d сопряжено с появлением в эфферентном пути торможения вместо возбуждения, естественно понимать это торможение как сопряженное с возбуждением d или, для краткости, как сопряженное торможение.

Одним из давних предрассудков является молчаливое предположение прямой связи между *величиною возбудимости и величиною возбуждения.* Величина возбудимости ничего еще не предрешает о течении возбуждения в пределах действующей шкалы раздражений. А величина эффекта возбуждения в пределах шкалы ничего не говорит о величине возбудимости. Необходимо помнить, что это измерение и величины разного порядка, и установление зависимости между ними составляет самостоятельную, очень сложную проблему. Одною из крупных заслуг Н. Е. Введенского было требование принципиального различия между этими величинами и взгляд, что зависимость между ними есть искомое, но отнюдь не само собою разумеющееся. Опыт учит нас, что одна из этих величин может возрастать, в то время как другая падает. В состоянии «раздражительной слабости» пороги раздражения могут быть очень низки, а возбуждение по всей шкале действующих раздражений очень слабо.

Нетрудно показать, что именно от смешивания понятий возбудимости и возбуждения произошел в свое время вывод о раздельности нервных функций проводимости и возбудимости. В наше время оно приводит к упорному смешиванию торможения и невосприимчивости к раздражениям, торможения и утомления и т. п. Утрачивается из внимания тот факт, что именно вследствие впечатлительности к раздражениям физиологический прибор оказывается способным поддерживать достаточно глу-

бокое состояние торможения; а торможение и утомление столь разные вещи, что факты побуждают говорить о расстройстве функции торможения вследствие утомления.[4]

II

Попытаемся охарактеризовать *состояние возбуждения в доминанте.* Что необходимо ожидать от центра, легко вовлекающегося в сферу реакции и могущего развивать определенное влияние на течение самой реакции?

До сих пор я указывал следующие основные черты доминанты.

1. Повышенная возбудимость.[5] Для того чтобы дальний, до сих пор индифферентный импульс, доносящийся в порядке иррадиации до центра будущей доминанты, получил возможность стать ее раздражителем, необходимо, чтобы он включился в пределы возбудимости начинающей формироваться доминанты, т. е. чтобы порог ее возбудимости стал по крайней мере равен величине доносящегося индифферентного импульса или ниже его.

2. Стойкость возбуждения.[6] Чтобы однажды начавшееся под влиянием донесшегося импульса возбуждение в формирующейся доминанте могло, в свою очередь, влиять на течение реакции, возбуждение это должно быть не мимолетным во времени.

3. Способность к суммированию возбуждений.[7] Величина влияния доминанты на текущую реакцию зависит от величины копящегося возбуждения в ней. Величина же возбуждения зависит от способности центра суммировать в себе возбуждение от последовательных раздражений. Для каждого прибора есть слишком частые или слишком сильные раздражения, при которых он не только не способен к положительному суммированию, но будет переходить уже к угнетению.[8]

---

[4] Ухтомский А. А. О зависимости двигательных кортикальных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911, с. 193; Собр. соч., т. 1, с. 141.

[5] Ухтомский А. А. 1) Магист. дис., с. 26, 56, 81—82; Собр. соч., т. 1, с. 41, 60, 71—72; 2) Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 33; Собр. соч., т. 1, с. 165; 3) Доминанта и интегральный образ. — Врач. газ., 1924, № 2, с. 26; Собр. соч., т. 1, с. 189; 4) Принцип доминанты. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1, с. 60—61; Собр. соч., т. 1, с. 197—198.

[6] Ухтомский А. А. 1) Магист. дис., с. 187; Собр. соч., т. 1, с. 137; 2) Доминанта как рабочий принцип..., с. 33; Собр. соч., т. 1, с. 165; 3) Доминанта и интегральный образ, с. 26; Собр. соч., т. 1, с. 186; 4) Принцип доминанты, с. 60, 63; Собр. соч., т. 1, с. 197, 199.

[7] Ухтомский А. А. 1) Магист. дис., с. 112, 186—188; Собр. соч., т. 1, с. 93, 136—137; 2) Доминанта как рабочий принцип..., с. 33, 36; Собр. соч., т. 1, с. 163—165; 3) Доминанта и интегральный образ, с. 26, 27; Собр. соч., т. 1, с. 189; 4) Принцип доминанты, с. 62; Собр. соч., т. 1, с. 197—198.

[8] Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. СПб., 1901, с. 77—83; Полн. собр. соч., т. 4. Л., 1953, с. 91—98.

Иными словами, существуют условия, когда добавочный стимул, достигший до центра в момент, когда он возбужден и без того в значительной степени, может не только не усилить его возбуждение, но гасить в нем имеющееся возбуждение. Притом чем выше возбудимость прибора, тем более слабые физические факторы могут действовать на него как сильные раздражители.[9] На высоковозбудимый и очень возбужденный прибор вновь приходящий импульс может легко действовать не стимулирующе, а угнетающе. Значит, отнюдь не «сила возбуждения» в центре, а именно «способность к дальнейшему увеличению» возбуждения под влиянием приходящего импульса может сделать центр доминантою.

4. Инерция,[10] т. е. способность удерживать и продолжать в себе раз начавшееся возбуждение и тогда, когда первоначальный стимул к возбуждению миновал. Это может происходить прежде всего тогда, когда доминантное возбуждение протекает по типу «ценных рефлексов», т. е. таких, которые, однажды начавшись, влекут за собою цепь других последовательных возбуждений, и эта последовательная цепь не может прерваться без особого дополнительного тормозящего фактора (например, глотание, дефекация, половой акт и т. д.). Тут, можно сказать, значение индифферентного импульса второстепенное — играет роль первого толчка к разряду доминанты, а в дальнейшем лишь подбадривает ее течение и ускоряет ее разрешение.[11] Но инерция может сказаться и в том, что индифферентный раздражитель, ставший стимулирующим для доминанты, оставляет в ней длительный след от своего влияния, сказывающийся в экзальтированной впечатлительности к другим случайным раздражениям.[12] Если первичный стимул вызывает возбуждение, сопровождающееся появлением веществ, которые в порядке гуморальном поддерживают, в свою очередь, возбуждение,[13] процесс будет обладать инерцией. Вероятно, чем больше нервных элементов участвует в констелляции доминанты, тем дольше она не может успокоиться, однажды придя в состояние возбуждения, тем больше будет ее инерция, тем длительнее ее влияние на течение реакций в организме.

---

[9] Там же, с. 48; Полн. собр. соч., т. 4, с. 62.

[10] Ухтомский А. А. 1) Магист. дис., с. 188—189; Собр. соч., т. 1, с. 137—138; 2) Доминанта как рабочий принцип..., с. 41; Собр. соч., т. 1, с. 163—164; 3) Доминанта и интегральный образ, с. 27; Собр. соч., т. 1, с. 189—190; 4) Принцип доминанты, с. 63; Собр. соч., т. 1, с. 200—201.

[11] «Импульсы тратятся теперь на то, чтобы поскорее закончить и устранить то текущее возбуждение, которое нарушило равновесие в центрах, и вернуть их к уравновешенному состоянию, когда они могут опять реагировать обычным порядком» (Ухтомский А. А. Доминанта и интегральный образ, с. 26; Собр. соч., т. 1, с. 189).

[12] Ухтомский А. А., Виноградов М. И. Об инерции доминанты. — Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова. Л., 1925, с. 47—53; см.: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1, с. 202—207.

[13] Demoor J. — Arch. Intern. Physiol., 1913, Bd 13, S. 187; R. Brinkmann, van Dam. — Pflüg. Arch., 1922, Bd 196, S. 279; Loewi O. — Pflüg. Arch., 1921, Bd 189, S. 239; Bd 193, S. 201; 1924, Bd 203, S. 408; Bd 204, S. 361, 625.

Здесь я в особенности подчеркну значение третьего пункта в предотвращение неосторожного приписывания доминанте «сильного», а тем более «чрезмерно сильного» возбуждения.[14] Отнюдь не в том дело, чтобы возбуждение в центре было заранее велико, ибо если оно заранее велико, это может вредить образованию в нем доминанты в силу указания Н. Е. Введенского, что возбуждение, близкое к кульминации, легко переводится в pessimum добавочными раздражениями, и тогда доминанта не будет образовываться, а будет, напротив, гаситься новыми доносящимися до нее импульсами. Дело именно в том, чтобы за время самого действия дальней иррадиации центр оказывал способность усиливать по ее поводу свое возбуждение, копить и суммировать его.

Со своей стороны я всегда остерегался от приписывания доминанте сильного возбуждения и, надеюсь, нигде не дал повода для этого. Повод мог дать М. И. Виноградов, который, вопреки моим предупреждениям, говорил о доминанте как о сильном возбуждении.[15] Когда он писал свою работу, я говорил ему, что доминанта утеряла бы для меня весь интерес, если бы дело сводилось к элементарной разнице в силе «субдоминантных» и «доминантных» возбуждений: и я предупреждал также, что, не допуская со своей стороны лабораторного деспотизма, я оставляю за собою протест в печати.

Подчеркиваю, что не сила возбуждения в центре в момент доносящегося к нему случайного импульса, а именно способность усиливать (копить) свое возбуждение по поводу случайного импульса — вот что делает центр доминантным.

Хронологически первый пример доминанты был описан Н. Е. Введенским для тонического, т. е., вообще говоря, несильного возбуждения центра: при тонусе в центре блуждающего нерва раздражение чувствующего нерва действует на дыхание как сам вагус, а при тонусе в верхнегортанном нерве мы получаем с чувствующего нерва эффект laryng. sup.[16]

Наиболее простых и выразительных доминант надо и теперь ожидать из области тонических, т. е., вообще говоря, несильных возбуждений центров. И я с особым удовольствием приведу недавнее указание Магнуса из области именно тонических иннерваций: «Если по тем или иным причинам тело животного и не получило еще нормального положения, то в нем все-таки имеется „готовность“ к этому положению, так что индифферентные раздражители или даже раздражители, обычно вызывающие обратную реакцию, все равно, будут ли они слабы или сильны, вызовут стоя-

---

[14] Савич В. В. Основы поведения человека. Л., 1924, с. 15, 20.

[15] Виноградов М. И. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, с. 65—66.

[16] Введенский Н. Е. 1) Об иннервации дыхательных движений у лягушки. — Труды СПб. о-ва естествоисп., 1880, т. 11, с. 201—204; см. также: Сеченов И. М., Павлов И. П., Введенский Н. Е. Физиология нервной системы. Избр. труды, вып. 3, кн. 2. Под ред. К. М. Быкова. М., 1952, с. 814—816; 2) Über die Athmung des Frosches (Rana temporariae). — Pflüg. Arch., 1881, Bd 25, с. 129—149; Полн. собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 126—144.

щую на очереди реакцию положения».[17] Эта «готовность» к определенной реакции, или «тенденция» к реакции, разрешающаяся по поводу индифферентных раздражений, и есть выражение доминанты, перенесенной в данный момент на определенные центры. В этих центрах вначале возбуждение так слабо, что соответствующее внешнее выражение этого возбуждения в мускулатуре может и не получиться вплоть до того момента, как индифферентные импульсы не начнут суммировать возбуждение в «подготовленном» приборе и не выявят его доминантное значение в текущей реакции.

Приведенными четырьмя чертами характеризуется для меня пока состояние возбуждения в доминанте. Конечно, это лишь главные и общие черты. Я надеюсь, что дальнейшие наблюдения детализируют и пополнят их.

III

Один из интереснейших вопросов для учения о доминанте заключается в том, каково ее отношение к «истериозису» Н. Е. Введенского. Первоначальное мое предположение было, что это явления тождественные и «истериозис есть частный случай доминанты».[18] Усердная и пристальная работа М. Н. Блатовой показала, что это не так.

Если мы отпрепаруем у спинальной лягушки два антагониста колена — m. semitendinosus и triceps, то на раздражение n. peronei препарат будет нормально отвечать сокращением semitend. и торможением triceps (рефлекс сгибания). Если будем наносить тактильное раздражение на кожу спины сбоку на той же стороне, нормальный ответ будет в виде сокращения tric. и торможения semitend. (рефлекс потирания). Будем теперь длительно, часами, тетанизировать peroneus и посмотрим, как будет изменяться при этом возбудимость сгибательного центра, пробуя эффекты с ближайшего n. tibialis. Как надо было ожидать по описанию Н. Е. Введенского,[19] после временного упадка возбудимости от грубой тетанизации нерва центр в среднем минут через 40 начинает обнаруживать все возрастающую возбудимость, так что сгибательный рефлекс получается теперь на значительно более слабые раздражения tibialis. Если нормально рефлекс сгибания получается с tibialis примерпо при 30 см шкалы индуктория, теперь он получается при 45 см, т. е. от более слабых раздражений. В это же время и раздражение прежнего рецептивного поля потирания дает уже не потирание, а все тот же рефлекс сгибания.

---

[17] Magnus R. Körperstellung. Berlin, 1924, S. 272. См. на рус. яз.: Магнус Р. Установка тела. Л., 1962.

[18] Ухтомский А. А. Доминанта и интегральный образ, с. 33; Собр. соч., т. 1, с. 189.

[19] (Введенский Н. Е.) Wedenskii N. Über eine neue eigentümliche Einwirkung des sensiblen Newen auf die zentrale Innervation, bei seiner andauernden elektrischen Reizung. — Folia neurobiol., 1912, Bd 6, N 7, S. 591—607; Полн. собр. соч., т. 4, с. 325—339.

Значит, с повышением возбудимости в центре сгибания уже и импульсы рефлекса потирания «переключились» на центр сгибания. Но этого мало; теперь сгибание получается не только с тех мест, откуда ранее вызывался местный рефлекс потирания, но также с обеих лапок, почти со всего туловища. Сгибательная доминанта стимулируется теперь с чрезвычайно широкого поля, и все оттого, что поднялась возбудимость сгибательного центра. Все это удовлетворяет первому признаку доминанты: повышенной возбудимости в ней. Так дело продолжается, однако, минут 20—30. Если продолжим опыт далее, возбудимость центра сгибания растет выше и выше. Истериозис прогрессивно развивается; через 1 час он достигает громадной высоты (55—60 см) и длится при непрерывающейся тетанизации в течение 6—7 часов опыта. Между тем сгибательный рефлекс вскоре начинает вызываться со все более и более суженного поля. Через некоторое время на пробные раздражения кожи в поле потирания начинает давать сокращения и m. triceps. Значит, сгибательный рефлекс уже не тормозит ее в такой мере, как до сих пор: рефлекс потирания приобретает бо́льшую возможность проявить свою самостоятельность. Картина, характерная для доминанты, прекращается. При крайне пониженных порогах сгибательного рефлекса с tibialis тактильное раздражение поля потирания дает теперь рефлекс, приближающийся к нормальному типу: сокращению triceps и более или менее выразительному торможению semitend. В то же время пробы раздражения tibialis удостоверяют, что истериозис идет своим путем — возбудимость сгибательного центра необыкновенно высока и еще возрастает.

Значит, одной высоты возбудимости в центре для доминантных явлений мало. Нужны дополнительные условия. В чем же они?

Поучительные указания для ответа дают дальнейшие наблюдения М. Н. Блатовой.

Если раздражения, которые поддерживают истериозис, т. е. которые падают на peroneus, сделать более редкими, это содействует возобновлению доминантных явлений, т. е. раздражение кожи на спине опять дает уже не потирание, а сгибание. Если снова участить раздражение peronei, опять доминанта прекращается и рефлекс потирания пойдет своим обычным путем.

Но физиология давно уже знает, что именно более редкие раздражения содействуют суммированию возбуждений в центре, тогда как более частые вредят процессу суммирования.[20] Естественное понимание для приведенного наблюдения именно таково, что более редкие раздражения peronei содействуют суммированию возбуждений в соответствующем центре, и вот тогда импульсы из сферы потирательного рефлекса, в свою очередь, продолжают это суммирование сгибания, и мы получаем тогда доминанту сгибания. Когда же раздражения peronei слишком часты, они

[20] Пересмотр вопроса начиная с 1863 г. (открытие И. М. Сеченовым суммирования возбуждений), см.: Lucas K. La conduction de l'influx nerveux. Paris, 1920.

будут угнетать в центре сгибания способность суммирования импульсов потирания, последние не смогут произвести здесь увеличения возбуждения, и доминанта прекратится, а рефлекс потирания пойдет своим путем.

Подобные же отношения наблюдаются, если менять силу раздражения peronei. Усиление раздражения peronei эквивалентно учащению его и, как оказывается по опытам Блатовой, вредит доминанте, продолжая, впрочем, поддерживать истериозис, тогда как ослабление раздражений peronei, эквивалентное уменьшению частоты импульсов, содействует возобновлению доминанты.

Итак, еще более решающее значение для включения центра в сферу реакции и для образования из него доминанты имеет, при той же возбудимости, его способность к суммированию возбуждения (способность накоплять в себе возбуждение по поводу текущих посторонних импульсов).

В состоянии раздражительной слабости нервный прибор может иметь очень высокую возбудимость, но по всей шкале возбуждений он даст одинаково слабые возбуждения; способность суммирования возбуждений в нем угнетена, и тогда он не может влиять на другие центры, тем менее может стать доминантою.

Факты М. Н. Блатовой дополняют и поясняют нам данные И. А. Ветюкова [21] о том, что доминанта вызывается преимущественно редкими раздражениями. Истериозис (чрезвычайное повышение местной возбудимости) и доминанта (кроме возбудимости еще способность копить возбуждение) могут расходиться между собою. Прогрессивно поднимая возбудимость, центр может терять в способности суммирования.

Учащение раздражения содействует истериозису, но не доминанте. Ослабление раздражения — доминанте, но не истериозису.

Чтобы получить выразительный истериозис, хорошо усилить раздражение peronei сантиметра на 2 выше порога. Напротив, для доминанты можно взять раздражение peronei даже ниже порога.

Еще одно важное наблюдение М. Н. Блатовой: на весенних и летних лягушках чрезвычайно высокая возбудимость при истериозисе спонтанно колеблется, образуя волны с периодом приблизительно около 1 часа. При этом получается на первый взгляд совершенно неожиданное явление: именно в фазы западания волн, т. е. при некотором понижении возбудимости в центре сгибания, возобновляется доминанта, а при подъеме возбудимости она опять исчезает. После всего вышесказанного это явление перестает казаться парадоксальным и представляется чрезвычайно поучительным: одни и те же импульсы, иррадиирующие из сферы потирания, встречая центр с чрезмерно повышенной возбудимостью, действуют на него как сильные и тогда вредят суммированию; тогда как, встречая центр с более умеренной возбудимостью, действуют на него как умеренные и потому содействуют суммированию возбуждения в нем.

---

[21] Доклад на заседании Петроградского общества естествоиспытателей (декабрь 1923 г.).

Станет ли центр доминантою, решается тем, будет ли он способен суммировать свои возбуждения под влиянием доходящих до него импульсов, или импульсы застанут его неспособным к суммированию. Диффузные волны, распространяющиеся из места раздражения, — скажем, из поля потирательного рефлекса, будут возбуждать все те центры, которые найдут в данный момент достаточно возбудимыми; но создадут доминанту лишь в том из них, который сейчас способен суммировать свое возбуждение.

IV

Уже в спинном мозгу иннервационные отношения чрезвычайно сложны. В определенных условиях импульсы, приуроченные к одному определенному рефлексу, могут питать возбуждение в другом рефлекторном приборе и тем самым трансформировать течение реакции на своей ближайшей дуге. И мы можем сказать теперь, что это будет получаться всякий раз, как тот второй, побочный рефлекторный аппарат будет удовлетворять перечисленным выше условиям, т. е. если побочный центр будет обладать: 1) достаточно высокой возбудимостью, 2) достаточной способностью стойко удерживать свое возбуждение, 3) суммировать однажды начавшееся возбуждение от приходящих импульсов и 4) продолжать однажды начавшееся возбуждение, вовлекая в свою сферу новые и новые элементы.

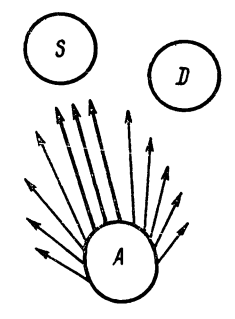
Это значит, что судьба реакции решается, в наиболее общем случае, не в станции отправления возбуждений, а в станции назначения или в приемнике их.

Это вполне согласуется с представлением, к которому все опять и опять возвращается физиология нервной сети; потенциалы, на счет которых питается нервное проведение, заданы не в начале пути, растрачиваясь по мере проведения, но возникают на самом пути проведения, по мере вовлечения в сферу реакции новых и новых возбудимых элементов.[22] Таким образом, и ничтожная боковая дорожка из пороха способна произвести громадный эффект, если она приводит к обширному запасу взрывчатого вещества, и широкая прямая дорога из того же пороха не дает нужного действия, если станция ее назначения сейчас подмочена.

Чтобы вящим образом оттенить принцип доминанты от родственной ему по генезису, но противоположной по исходной точке зрения теории «дренажа возбуждений» Мак-Доуголла,[23] я формулирую дело еще следующим образом. Если наблюдатель будет в станции отправления возбуждающих импульсов (в месте первичного раздражения) A, то он будет иметь

[22] Pflüger E. Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. Berlin, 1859, S. 472. Ср.: Лазарев П. П. Ионная теория возбуждения. М., 1923, с. 123 и сл.
[23] McDougall W. — Brain, 1903, v. 126, p. 153.

перед собою бегущие от него возбуждения, во-первых, по ближайшему, наиболее проторенному пути к ближайшей станции назначения *S* и, во-вторых, возбуждения, распространяющиеся в стороны. Наблюдая реакции в *S*, наш экспериментатор заметит, что, меняя силы разрядов у себя на станции отправления, он изменяет и величины реакции в *S*. И он может сказать себе, что реакции в *S* однозначно определяются усилением или учащением импульсов в *A*, т. е. деятельность ближайшего пути *AS* имеет решающее значение, а значение иррадиирующих в стороны импульсов ничтожно. Наблюдатель, пожалуй, скажет себе еще, что именно у него на станции отправления и решается все дело по закону Пуазеля: чем более оттекает поток импульса в *S*, тем менее он может распространяться в стороны; или, что то же самое, именно потому, что оттекание импульсов из *A* в стороны встречает бóльшие сопротивления, тем сильнее должны оказаться разряды в направлении *AS*.



Модель доминантного очага.

Продолжая свои опыты в станции отправления с усилением и ослаблением раздражений, наблюдатель в известный момент замечает, однако, что в прежней картине что-то переменилось: реакции в *S* перестают подчиняться прежней простой зависимости, например вместо ожидаемых усиленных возбуждений в *S* там не видно теперь никаких заметных реакций, но в то же время молчавшая до сих пор станция *D* начинает проявлять признаки ответной деятельности. Наблюдатель вскоре убеждается, что чем более реагирует *D*, тем более изменяются, например ослабевают, возбуждения в *S* (см. рисунок).

Теперь для нашего наблюдателя две возможности. Или, упорно оставаясь на точке зрения своей станции отправления, как будто ее потенциалами питается вся последовательность явлений, сказать себе: прежний путь наименьшего сопротивления *AS* почему-то перестал быть путем наименьшего сопротивления, засорился, и оттого мои импульсы ищут нового пути наименьшего сопротивления, которым теперь оказывается *AD*. Сюда теперь, по закону Пуазеля, и дренажируются разряды моих потенциалов. Или наблюдатель скажет себе: судьба реакции определяется отнюдь не исключительно потенциалами моей станции отправления; видимая реакция питается в не меньшей мере потенциалами наблюдаемых мною станций — приемников *S* и *D*. Если вовлечение в сферу реакции станции *D* связано с закономерными изменениями в работе станции *S*, то *D* фактически может развивать влияние на *S*. В *D* должно при этом совершаться принципиально то же, что здесь у меня в *A*: оттуда также распространяются импульсы с момента достаточного накопления возбуждения, и тем сильнее, чем больше накопившееся возбуждение. Если *D* стало возбуждаться с моей станции лишь с известного момента, то не потому, что от меня к ней импульсы не шли, а потому, что она была недоста-

точно возбудима для моих импульсов; ведь если и в S возбудимость будет низка, S не будет реагировать на прежние импульсы из A. Значит, дело не в изменчивых путях наименьшего сопротивления из моей станции A и не в законе Пуазеля, приложимость которого к нервному проведению никем никогда не была показана, а в том, будут ли реагировать мои станции назначения на мои импульсы и взаимно на импульсы друг друга или нет. И если станция D, однажды зареагировав, будет производить влияние на S, еще более мощное и однозначное, чем мои непосредственные импульсы на пути AS, то этой D я и припишу доминирующее значение во всем течении реакции.

Дабы не делать никаких дополнительных гипотез и не привлекать ad hoc [24] из динамики газов и жидкостей закона Пуазеля, мы, находящиеся на станции A, должны будем сказать так: в определении реакции значение иррадиирующих в стороны от нас импульсов будет тем более преобладать над импульсами, уходящими по пути проторенному, чем более они встретят на своем пути станции, высоко возбудимые и способные суммировать в себе стойкое возбуждение.

Наблюдателем, который поспешил прибегнуть к закону Пуазеля, чтобы наскоро «объяснить» себе наблюдающиеся отношения, а в сущности чтобы поскорее отделаться от них, был Мак-Доуголл.

Наблюдателем, который стал на другой путь, ищущий понять связь явлений в них самих, без дополнительных гипотез, был я.[25]

В первом случае как будто все ясно и не требуется дальнейшего исследования вопроса; остается только недоказанною, а по моему убеждению и недоказуемою, приложимость самого принципа Пуазеля к течению нервных импульсов.

Во втором случае требуется, опираясь на хорошо известные сведения о нервном процессе, пристально изучить условия вовлечения новых станций в сферу реакции, а также условия, при которых эти новые станции приобретают доминирующее значение для течения первичной реакции, — словом, изучение «доминант».

Очень часто в истории науки можно видеть, что привлечь наскоро для объяснения явлений ближайшую подходящую схему значит в сущности загородиться этой схемой от реальности и успокоиться раньше времени, не уловив в конце концов подлинной природы явлений. Я полагаю, что путь Мак-Доуголла и был по своему времени очень остроумным, эвристически интересным, но поверхностным привлечением первой подходящей схемы, которая затем лишь загораживала бы от нас подлинную природу наблюдаемых отношений. Поэтому я переношу все внимание на станции назначения и ищу реальные закономерности в их взаимоотношениях. Тогда я начинаю различать там знакомые процессы суммирования,

---

[24] *Здесь* — для этой цели, в это время (*лат.*).
[25] Ухтомский А. А. Магист. дис.; Собр. соч., т. 1, с. 32—162.

торможения, одновременной и последовательной индукции только в новых, более сложных сочетаниях и с более значительными последствиями. И, как всегда, готовность учиться у природы, вместо того чтобы ей навязывать готовые схемы, приводит к более содержательным сведениям и очерчивает новые проблемы.

V

Вступление в сферу реакции постороннего для данного афферентного пути рефлекса нам теперь в общем понятно: оно определяется однозначно четырьмя признаками, характеризующими состояние возбуждения в этом постороннем центре. Всякий раз, как caeteris paribus [26] мы будем поднимать возбудимость определенного центра, а он будет достаточно способен суммировать и поддерживать в себе возбуждение, вновь прилагаемое случайное раздражение будет вызывать реакцию прежде всего в нем, т. е., говоря описательно, будет отклонять свои импульсы к нему.

Эти отношения даны еще в спинном мозгу, еще в ганглиях беспозвоночного. Специально кортикальное начинается там, где однажды пережитая доминанта оказывается способною восстановляться без предварительного подкрепления, ab ovo, по одним кортикальным компонентам и притом избирательно, по поводу вполне определенных местных возбуждений коры.

Здесь дело пойдет уже не о том, как может возобновиться прежняя связь возбуждений caeteris paribus, но о том, как прежний доминантный процесс может восстановиться при совершенно новых условиях при всем том, что прежними условиями он определялся однозначно. До сих пор вызванная доминанта была условием для наступления временной функциональной связи И. П. Павлова. Теперь она является результатом этой достаточно укрепившейся связи. Вопрос сводится к тому, каким образом два местных возбуждения, не имевших между собою до сих пор ничего функционально общего, кроме многократного втравливания во временную функциональную связь, приобретают отныне способность совозбуждаться в порядке allied reflexes,[27] т. е. в порядке индукции по одновременности. Задачу можно выразить парадоксальным уравнением

$$f(r,\ k) = E = F(k),$$

т. е. то, что совершалось до сих пор при действии двух факторов: r (подкоркового раздражения, формирующего доминанту) и k (случайного коркового раздражителя), должно совершаться теперь под влиянием уже одного фактора k — коркового раздражителя, который вместе с тем стал уже не случайным, так как возбуждает доминанту избирательно.

Первое предположение, которое навязывается само собою, таково, что

[26] при прочих равных условиях (*лат.*).
[27] содружественных рефлексов (*англ.*).

в первую фазу опыта (левая часть уравнения) общение k и доминанты было в субкортикальных уровнях и лишь теперь, с переходом во вторую фазу (правая часть уравнения), образуется собственно кортикальный компонент доминанты, с которым k вступает в чисто кортикальную связь. Тогда, если удалить кортикальную область данного основного рефлекса, например слюнного, возможною останется лишь первая фаза $E=f\ (r,\ k)$, но не вторая $E=F\ (k)$.[28] Тогда существенная перемена в условиях опыта в первую и во вторую фазу будет в том, что в первом случае явление складывается субкортикально по типу моих опытов 1910 г.,[29] а во втором — чисто кортикально.

Однако физиологу несколько претит прибегание к морфологическим объяснениям, ибо тут он в сущности уходит со своей родной, функционально-количественной почвы и морфологический аргумент является для него своего рода deus ex machina.[30]

Можно думать, что многократное «основное» раздражение подняло доминанту до той степени возбудимости и стойкого возбуждения, что k теперь оказывается достаточно сильным раздражителем, чтобы в отдельности поддержать прежние реакции в доминанте, пока ее возбудимость и возбуждение не опустятся до уровня покоя. Однако тогда доминанта должна была бы отзываться облегченно и на все соседние раздражения коры, чему противоречит то обстоятельство, что именно в это время доминанта вызывается избирательно раздражением k и ею переживается «сосредоточение».

Кроме того, в последующей жизни животного пережитая в прежнем доминанта может быть до такой степени погашена, что актуальной доминанты и не видно, а приходится говорить лишь о потенциальной доминанте, опустившейся ниже порога, и тем не менее k может ее вызвать вновь в виде актуальной величины.

Если подтвердится, что и в коре процесс «сосредоточения» связан с затуханием доминанты (подобно тому как на спинальном препарате с затуханием доминанты связано сужение ее рецептивного поля), а затухание корковой доминанты, по правильной мысли А. Л. Шнирмана,[31] должно быть сведено прежде всего на экзогенное торможение со стороны

---

[28] Из устных сообщений Д. С. Фурсикова для меня явствует, что для сохранения выработанного условного рефлекса необходимо присутствие в коре особого представительства для основного (скажем, слюнного) рефлекса. Между тем корроборация слюноотделения, конечно, возможна через субкортикальные пути при отсутствии специально коркового центра слюноотделения. Это, по-видимому, подтверждает различие нервных путей для предварительной фазы рефлекса $E=f(r,\ k)$ и для последующей фазы его $E=F(k)$.

[29] Что корроборация глотания возможна через субкортикальные пути, это доказывается тем, что она имеет место и при разрушении коркового «центра глотания».

[30] бог из машины (*франц.*) — выражение, объясняющее внезапное появление бога в театральных мистериях средневековья. — *Прим. сост.*

[31] Шнирман А. Л. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2, с. 144.

конкурирующих доминант, то лишний раз будет ясно, что избирательное совозбуждение k и доминанты предполагает с необходимостью наличность процессов торможения в центрах. *Пережитая доминанта при затухании не аннулируется, а тормозится до поры до времени.*

Но точно так же изолированное влияние раздражения k на доминанту не может быть понятно без допущения процессов торможения в соседних точках коры.[32]

С обеих сторон приходим к выводу, что однажды возникшая связь k и доминанты сохраняется, держится по следу, чтобы по миновании торможения заявить о себе вновь.

И здесь мы подходим вплотную, вероятно настоятельнее, чем в какой-либо другой области знания, к проблеме учитывания следов от одного момента времени к другому моменту времени в течение одного и того же процесса. В сущности, ни одного более сложного механизма жизни мы не научимся понимать до совершенной прозрачности, пока не научимся учитывать влияние следов в «истории системы», т. е. пока не примем время как самостоятельный фактор. Удовлетворяться стационарными постоянствами, не зависящими от времени, возможно лишь для элементарных свойств вещества, например в геометрии и механике идеально твердых тел, но все затруднительнее, чем ближе мы к реальности в ее полноте, с ее термодинамическими и электромагнитными свойствами, с коллоидным состоянием и всегда односторонне утекающей жизнью. В биологии мы постоянно имеем дело с влиянием следов и, сами не отдавая себе в этом отчета, силимся учесть их значение, но делаем это кустарно, без отчетливого метода, за неимением единой дисциплины «теории следов», и притом ориентируясь, по старой памяти, на постоянства, не зависящие от времени. В частности, в нервной физиологии совершенно ясно, что сами существующие теории суммирования и торможения определенно опираются на влияние следов во времени, все равно, исходят ли они из представления о рефрактерной и экзальтационной фазах[33] или из учения о парабиозе.[34] Ни минимальной поляризации Н. Е. Введенского,[35] ни аккомодации Нернста[36] невозможно понять до конца без унаследования тканью следов во времени. И уж если роль следов во времени заставляет

---

[32] Уже при электрическом раздражении коры приходится думать об «активном локализировании возбуждения на определенных путях» в противовес действию ветвящихся токов. А это активное локализирование может осуществляться лишь посредством торможения. (Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 74; Собр. соч., т. 1, с. 70).

[33] Введенский Н. Е. Об отношении между силою раздражения и высотою тетануса при непрямом раздражении мышц. — Pflüg. Arch., 1885, Bd 37, c. 69; Полн. собр. соч., т. 1, с. 193—196.

[34] (Введенский Н. Е.) Wedenskii N. Erregung, Hemnung und Narkose. — Pflüg. Arch., 1903, Bd 100, S. 1—144; Полн. собр. соч., т. 4, с. 14—146.

[35] Введенский Н. Е. Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. СПб., 1884, с. 90—123; Полн. собр. соч., т. 1, с. 9—121.

[36] Nernst W. — Pflüg. Arch., 1908, Bd 122, S. 281.

учитывать себя в магнитах, в коллоидном гистерезисе, в отрезке нерва, то надо думать, что в клетке, да еще в нервной, да еще в кортикальной, передача следов от момента к моменту должна играть первенствующую роль. По-видимому, мы очень приблизимся к действительному пониманию явлений этого рода, когда физическая химия раскроет природу коллоидного гистерезиса. Весьма вероятно, что физическая химия белковых коллоидных растворов откроет нам совершенно новые и неожиданные возможности для понимания нервных следов в тот час, когда эта дисциплина овладеет более простыми следовыми явлениями. А пока приходится отдавать отчет в том, что тут потребуется значительная перестановка в наших навыках мысли: необратимые следовые процессы во времени придется выводить как производные из привычных обратимых и стационарных постоянств, как это мы силимся делать из старого пристрастия к последним,[37] а, наоборот, последние будут играть роль исключительных частных случаев посреди реальных процессов, закономерно текущих во времени. Насколько новые точки зрения и новая дисциплина мысли потребуются тут, дает видеть известный геометр Пикар: «В истории классической динамики мы пришли к постулату, что бесконечно малые изменения, возникающие в системе тел, зависят исключительно от наличного статического состояния последней. Этот постулат может быть назван принципом неунаследованного, ибо он представляет вещи так, что судьба системы зависит только от ее наличного состояния. Этот постулат лежит в основе классической рациональной механики... Но какова была бы механика, в которой унаследование было бы допущено в своем полном значении? Уже не дифференциальные уравнения выражали бы законы явлений. Беря вопрос во всей его общности, мы имели бы уравнения функциональные, в которых искомые функции оказались бы под знаками интегралов, выражающих данные от предшествующих моментов времени. Термин „унаследование“ не нужно при этом приурочивать непременно к области живого. Он выражает здесь просто предыдущую историю изучаемой системы».[38]

ДОМИНАНТА КАК ФАКТОР ПОВЕДЕНИЯ[1]

Вероятно, многим известно исходное понятие, которое долгое время несло и продолжает нести такую ценную службу в области физиологии центральной нервной системы, понятие, возникшее еще в XVII столетии,

[37] Н. П. Песков делает весьма тонкое замечание, что современное объяснение явлений коллоидного гистерезиса «постольку не совсем корректно, поскольку в конечном счете старается обосновать теорию необратимых процессов, исходя из обратимых» (Песков Н. П. Коллоиды. Иваново-Вознесенск, 1925, с. 183).

[38] Picard Em. La science moderne et son état actuel. Paris, 1908, p. 123—125.

[1] Стенограмма доклада на заседании студенческого биологического научного кружка Ленинградского университета (2 апреля 1927 г.). — Вестн. Комакадемии, 1927, кн. 22, с. 215—241; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 293—315. — *Прим. сост.*

особенно сильно развившееся в XVIII—XIX столетиях и продолжающее и в наше время играть такую оживленную роль, — понятие о рефлексе.

Когда мы анализируем какой-нибудь сложный процесс, конечно, нам хочется прежде всего уловить там какие-нибудь постоянства, от которых можно было бы отправляться в дальнейшем своем анализе, и вот рефлекторный акт и лежащая за ним рефлекторная дуга рисовались такими простейшими элементами в работе центральной нервной системы, достаточно постоянными в своих функциях, так что от них возможно было отправляться при анализе сложных актов с таким расчетом, чтобы разложить последние на такие элементы и затем восстановить из этих элементов цельное. С этой точки зрения центральная нервная система рисуется нам как агрегат громадного количества таких рефлекторных дуг, каждая из которых представляет собой надежное постоянство в своем способе работы — своем modus operandi.

Постоянство рефлекторной реакции считалось настолько необходимым отправным пунктом при анализах (а только постольку, поскольку дуга работает постоянно, она и была таким надежным элементом для анализа), что люди тенденциозно закрывали глаза на то, что фактические рефлекторные дуги, когда мы их экспериментально изучаем и раздражаем, могут давать чрезвычайно разнообразные эффекты, далеко не постоянные и иногда даже прямо противоположные тем, которые мы от них ожидаем спервоначала. Возникло учение о рефлекторных извращениях — reflex-reversal, как говорят английские физиологи. Тема о reflex-reversal — одна из тех, которые чрезвычайно оживленно разрабатываются до наших дней. Здесь — вы чувствуете — идет речь о том, что рефлекторные дуги, которые мы считаем постоянно функционирующими аппаратами, в некоторых случаях — это принимается как *исключение* и *аномалия* — дают отклонение от того, что им по штату полагается, отклонения, доходящие даже до противоположности. Когда мы говорим о reflex-reversal, то вы чувствуете, что принимается какая-то норма, и эта норма для каждой рефлекторной дуги берется за солидное, основное явление, которому противополагаются аномалии и извращения.

Та школа, к которой я принадлежу, школа профессора Н. Е. Введенского, отнюдь не смотрит на извращения эффекта на одном и том же физиологическом субстрате как на нечто исключительное и анормальное. Она считает их общим правилом, ибо ей известно, что постоянные реакции на одном и том же субстрате получаются только в зависимости от определенных условий, в которых мы наблюдаем данный физиологический аппарат, — и нам также известно, что при перемене условий раздражения того же субстрата, как правило, совершенно как норма, мы получаем эффект, сильно отклоненный от первоначального или даже прямо ему противоположный, т. е. явление возбуждения переходит в явление торможения. На одном и том же субстрате в зависимости от нескольких независимых переменных: во-первых, от количественной характеристики раз-

дражителя, именно от частоты раздражителя и от силы его, затем от того состояния функциональной подвижности, в котором сейчас реагирующий прибор находится, — мы имеем эффекты, закономерно переходящие от возбуждения к торможению. Под состоянием функциональной подвижности мы разумеем нечто совершенно определенное количественно, именно степень, с которою прибор в данных условиях в единицу времени способен воспроизвести в виде возбуждения, без трансформации, ритмы приходящих раздражений. Но есть и еще важная независимая переменная. Вот в свое время, когда я усиленно работал над рефлекторным аппаратом с той точки зрения, которую исповедует наша школа и о которой я только что вкратце упомянул, — когда я подошел к рефлекторному аппарату и к кортикальному аппарату в условиях электрического раздражения, то нельзя было бы не отметить еще нового условия, которое может весьма закономерно изменять работу первоначальной рефлекторной дуги, именно степени вовлечения в сферу реакции новых центральных областей. В зависимости от условий раздражения, от силы его, от частоты его и также от целого ряда других условий ваш эффект может разыгрываться или на более или менее изолированном топографически отделе центральной нервной системы и зависящей от него периферической мускулатуры, или реакция может сделаться разлитой, т. е. вы видите, что целый ряд мускулов, до сих пор не принимавших участия в работе, вовлекается в работу, и мы должны заключить, что целый ряд новых центров вовлечен в сферу реакции. И вот, в зависимости от того, что вовлечен в реакцию ряд новых центров, реакция на прежней рефлекторной дуге может изменяться чрезвычайно, до неузнаваемости. Очевидно, мы имеем здесь еще четвертое чрезвычайно важное условие, которое на центрах в особенности должно учитываться. Реагирующие приборы лежат здесь совсем рядом, более или менее связаны между собою, и поэтому возможность вовлечения в сферу реакции новых и новых центральных групп на ходу первоначальной реакции — это явление слишком легкое и слишком обычное. Так вот, с того момента, когда при одних и тех же условиях раздражения в сферу наблюдаемой нами реакции ворвался этот новый фактор — вошел в сферу работы новый центральный аппарат, работа наблюдаемой рефлекторной дуги может чрезвычайно трансформироваться, до неузнаваемости: возбуждение может переходить в торможение, ритмы возбуждения здесь совершенно изменяются. Для того чтобы подчеркнуть особенность этого четвертого условия, очевидно закономерно определяющего ход реакции на первоначальной дуге, я выразил бы это следующим образом. В то время, когда в предыдущих, более простых случаях, издавна разрабатываемых в нашей школе, дело можно формулировать так, что эффект является функцией от раздражения, приходящего извне, $E=f(r)$, прежде всего от его частоты и силы, то во втором случае эффект, который мы наблюдаем, является величиной, зависящей не только от r, но еще от ряда других факторов, от ряда центральных групп, которые врываются в сферу возбуждения на ходу самой реакции. Я их

обозначу — A, B, $C\ldots$ и т. д. Тогда $E=f(r, A, B, C, D\ldots)$. Я вспоминаю, когда я когда-то писал Н. Е. Введенскому эту строку, он сказал: «Пишите дальше, еще там до X». Его немножко сердило внесение этого нового обстоятельства, хотя оно нисколько не противоречило его исходной точке зрения, ибо ведь естественно, что A, B, C, $D\ldots$ и т. д. — это прежде всего величины, и поэтому их влияние на ход наблюдаемой реакции ничем принципиально не отличается от того, что мы видели в первом случае, связывая ход реакции с величиной внешних раздражителей. Разница только в том, что здесь определяющим фактором является возбуждение, лежащее внутри самого организма; теперь очень просто отдать себе отчет, что во всех тех случаях, когда в условиях, в которых течет эксперимент, величина r постоянна, A, B, C также варьируют очень мало; одним словом, во всех тех случаях, когда наиболее варьирующей величиной окажется величина D, т. е., конкретно говоря, степень возбуждения определенного побочного центра рядом с той рефлекторной дугой, которую вы изучаете, вы, естественно, и скажете, что вариации E, т. е. эффекта, будут в первую голову определяться величиной D. Величина D будет господствующим определяющим аргументом для величины E, господствующей величиной среди прочих, которая, в особенности в этих условиях, и будет определять течение наблюдаемого рефлекса на той рефлекторной дуге, которая вами отпрепарована и находится непосредственно под вашим наблюдением. Иными словами, даже при тех же самых величинах внешних раздражителей, при той же степени распространения возбуждения по нервной системе, один из факторов, особенно по величине колеблющийся, особенно о себе заявляющий, он-то и будет доминирующим в определении хода реакции. Вот уже поэтому всего проще назвать его доминантой, т. е. *величиной, господствующей в смысле влияния на эффект*.

Возьмем конкретные примеры таких доминант. Лично мне еще в 1904 г. в первый раз пришлось натолкнуться на подобное явление, с которым я, как сейчас помню, пришел к Н. Е. Введенскому для того, чтобы рассказать ему о нем. Н. Е. Введенский занят был в то время исключительно теорией парабиоза и мало обратил на него внимания. Явление было следующее. При раздражении определенных областей коры головного мозга, по Фричу, Гитцигу, Ферье и ряду других авторов, полагается совершенно определенная локальная реакция, положим, в мускулатуре ног. Так вот, в зависимости от некоторых изменений в центральных условиях животного, а именно, если подготовляется в животном акт дефекации, то замечательным и, очевидно, закономерным образом полагающегося по штату возбуждения конечностей из той же точки коры, о которой мы говорим, не получается, и мы должны сказать, что пути здесь испытывают торможение. Но почему? «Почему» — для науки значит «в зависимости от каких условий». Условия эти именно в возбуждении в данный текущий момент времени центров спинного мозга, в аппарате дефекационном. Теперь ваше раздражение, от которого вы ожидали движения в конечно-

стях, дает движение по месту господствующего возбуждения, движение в хвосте, в сфинктерах прохода, частью в бедрах, но вообще совсем другого порядка, чем полагается по штату для раздражения точки коры, из которой иннервируются движения локомоторного характера. И вот, в тот момент, когда в одно из подобных раздражений, явно усиливающих дефекационный процесс, дефекация действительно совершится, сразу, как будто с центра снята какая-то узда, локомоторный центр вступает в работу, и по-прежнему вы получаете штатные реакции, полагающиеся для данной кортикальной точки, реакции, давно узаконенные в физиологической литературе. Можно было бы, конечно, стать на ту точку зрения, что это какая-то случайность, аномалия, но можно было стать и на такую точку зрения, что перед нами известная определенная закономерность, которая подлежит обследованию. Я стал на вторую точку зрения. Здесь именно важно решить, настаивать ли на постоянстве исходных зависимостей, так сказать, узаконенных физиологических представлений, и с этой точки зрения всякие уклонения от них рассматривать как аномалии и исключения или стать на другой путь и выработать новое, уже более общее правило, которое предвидело бы и эти предполагаемые исключения, отнюдь уже не как исключения, а как частный случай общего правила. Наука, идя всегда по пути обобщения, который ей свойствен, рано или поздно должна и здесь стать на этот последний обобщающий путь, и прежде всего как раз наш же учитель Н. Е. Введенский для периферической иннервации создал свое большое дело именно потому, что стал учитывать исключения и аномалии из прежних правил и стал подыскивать более общие правила, в которые данные исключения укладывались бы как совершенно законные, предвиденные, предсказываемые явления.

Другой пример, на котором я долго задерживаться не буду, — это глотание. Если на полном ходу идет процесс глотания или он подготовлен предварительным раздражением laryngei superioris, а также непосредственным появлением раздражающего предмета на слизистой оболочке глотки, то также можно наблюдать, что прежние корковые точки теперь вызывают не по штату полагающиеся им реакции на мускулатуре конечностей, там дело явно заторможено, но по поводу их раздражения усиливается акт глотания.

Теперь, для того чтобы перейти к чему-нибудь более новому, позвольте вас познакомить с недавно присланными мне работами из других лабораторий, где получены чрезвычайно красивые картины доминант.

Очень красивый пример получен в лаборатории Разенкова в Москве доктором Евг. Бабским. Возьмите кишечный тракт как нечто единое и анатомически и функционально, начиная с глотки и кончая прямой кишкой. Довольно давно уже известно было, что наилучший способ вызвать рвоту у животного — это ввести раствор сернокислой меди, скажем, в желудок или пищевод. У животного сразу появляется стремление освободиться от этого, несомненно ядовитого материала (сернокислая медь сильно ядовита для наших тканей), и для вызова рвоты этот способ го-

раздо лучший, чем теплая вода и вставка пальца в рот. Рефлекс рвоты, оказывается, начинается гораздо дальше и в более глубоких отделах кишечного тракта, чем мы думали до сих пор. Мы полагаем, обыкновенно, что рвота материалов, попавших в желудок, по всей вероятности, из желудка и начинается. В действительности оказывается, что возвратная перистальтика начинается еще с тонких кишок, обратная цепь рефлексов поднимается выше, переходит в обратную псевдоперистальтику пищевода, с обратными реакциями в глотке и ротовой полости, и наконец материалы из пищеварительного тракта выкидываются. И для того чтобы вызвать рефлекс дефекации, точно так же один из лучших и самых простых приемов — это раствор сернокислой меди в прямую или толстую кишку. Изучая эти явления, работники Разенкова напали на следующий, чрезвычайно интересный комплекс событий. Если раствор сернокислой меди в пищеводе или желудке почему-нибудь рвоты не успел вызвать, — ну, может быть, раствор слаб был, может быть, центры немножко там угнетены, — и если теперь в прямую кишку ввести сернокислую медь в ожидании, что здесь должна произойти картина дефекации, то дефекации не происходит, а произойдет рвота. Значит, при условии, что центр рвоты подготовлен и находится в состоянии повышенной возбудимости, тот стимул, который по штату должен был вызвать дефекацию, вызовет все-таки рвоту, которая перед тем была подготовлена. Подготовка слагается в центрах прежними раздражениями, и центры, в состоянии повышенной возбудимости, готовы уже к реакции и ждут только хотя бы далекого и неадекватного стимула для разрешения. Заметьте, что здесь стимул не только неподходящий, но, я бы сказал, по своему штатному эффекту противоположный, ибо ведь дефекация связана с перистальтикой в одну сторону — по направлению к прямой кишке, а рвота связана с перистальтикой в обратную сторону — с антиперистальтикой. Тут происходит такое явление, что тот стимул, который должен был бы вызвать перистальтику в сторону прямой кишки, теперь вызывает антиперистальтику — эффект обратный, с явным тормозом на дефекационном акте, но зато со стимулированием уже подготовленного в предыдущее время акта — акта рвоты.

Другая работа, — уносящая нас далеко из наших привычных областей и тем более заманчивая для нас, что мир беспозвоночных нас очень давно привлекает, но опять-таки мы покамест не имеем благоприятных данных, чтобы заняться им вплотную. Мы пробовали, правда, работать на моллюсках. Но сделано у нас мало. В данном случае работа проведена учеником проф. Самойлова, проф. Ветохиным, на медузе Aurelia. У медузы имеется на периферии ее колокола целый ряд так называемых краевых телец, содержащих в себе нервные элементы и играющих роль весьма правильно расположенных нервных узлов. Около краевых телец признается присутствие контрактальных зон, т. е. таких зон, от которых и отправляются процессы возбуждения в теле животного, как только возбуждение от краевых телец начнет передаваться вокруг. Краевые тельца мо-

гут в известных случаях возбуждаться одновременно, и в результате такого одновременного возбуждения их получается одновременное возбужденное состояние мягкой ткани Aurelia. В результате получается или подъем по прямой линии кверху, или опускание по прямой линии вниз. Но, спрашивается, как же происходит движение в стороны? Вот здесь как раз Ветохин натолкнулся на доминантные явления. Одно определенное краевое тельце инициирует возбуждение. Возбуждение это распространяется от этого сейчас доминирующего пункта вдоль по телу. Волны возбуждения, распространяясь от одного пункта окружности и обегая тело Aurelia, естественно, встречаются где-то там, на диаметрально противоположной точке. Они идут по телу очень равномерно, со скоростью около 30 см в секунду, и, обежав таким образом друг другу навстречу, должны столкнуться, а столкнувшись, уже не только не дают друг другу пройти насквозь, одна против другой, но загашают друг друга и в то же время уничтожают тонус муслукатуры на том месте, где они встретились. Иными словами, здесь появляется вполне четко выраженный процесс торможения. Значит, в то время, как один из пунктов инициирует и развивает возбуждение, там, на противоположном пункте, волны возбуждения сталкиваются и создают то, что мы здесь назовем конфликтом возбуждений. Ветохин выражается так, что там получается рефрактерное состояние, и подчеркивает, что вместе с тем выпадает местный тонус, т. е. получается то самое, что мы называем «торможением». Великолепная картина для обоих элементов, которые входят в симптомокомплекс доминанты: одностороннее возбуждение одного пункта с торможением других пунктов, в данном случае пункта, диаметрально противоположного в простом организме медузы. На этом простом организме особенно четко и просто складываются и рабочие последствия доминанты: в тех условиях, когда возбуждение появляется на одном конце диаметра Aurelia, движение Aurelia начинается в эту сторону. Я бы сказал, великолепный пример и третьего признака доминанты — это определение вектора движения, который будет получаться, при данной конъюнктуре и при сложившихся условиях в организме, вполне однозначно. *Векториальная определенность движения и является результатом доминанты*: возбуждение в одном, сопряженное с торможением в другом! Совершенно определенно нервная система и руководимые ею аппараты в данных условиях устремлены в одну определенную сторону. Вы видите здесь в крайне упрощенной, самой природой схематизированной форме тот самый симптомокомплекс, который мы в гораздо более сложной форме наблюдали на теплокровных животных. Смысл явления, конечно, тот же самый.

Каковы более общие признаки, из которых слагается доминанта? Это, во-первых, повышенная возбудимость, повышенная впечатлительность определенной центральной области к раздражителям. Вот и в тех случаях, с которых я начал, почему это под влиянием раздражения именно центр D в особенности начинает резонировать на текущие раздражения и тем в особенности предопределять ход реакции? Да, очевидно, потому,

что порог его возбудимости, как мы в физиологии привыкли говорить, очень низок. Поэтому приходящий стимул, анатомически и не относящийся к данному центру, доходящий до него в порядке диффузной случайной волны, встречая в нем наиболее возбудимый, отзывчивый и впечатлительный орган в данный момент, в особенности получает ответ именно в нем. Данный центр первый вступает в работу, и уже тем самым, что он вступил в работу, он предопределил новый ход реакции, которую можно было бы по-старому назвать «аномальной», но о которой мы скажем: нет, это нормальный доминантный процесс, нормальный в смысле закономерности. Очевидно, мы стоим здесь перед подлинной закономерностью, которую нужно только уточнить, с одной стороны, и потом как можно шире показать ее приложимость и общность последствий.

До сих пор, как видите, я даю вам отдельные факты, вырванные то отсюда, то оттуда. У нас нет еще с этой точки зрения систематически прослеженного пути через всю центральную работу. Покамест эта задача еще стоит перед нами.

Значит, первый признак — это повышенная возбудимость. Какой второй признак? Очевидно — способность данного центра при данных условиях достаточно интенсивно, достаточно продолжительно и стойко накоплять и поддерживать в себе возбуждение, ибо, a priori рассуждая, если центру не удастся сохранять при данной конъюнктуре достаточную степень возбуждения, то ведь он и не будет заявлять о себе в достаточной степени другим центрам, и, стало быть, его возбуждение пройдет без особенных последствий для течения других реакций. Значит, способность суммировать, накоплять в себе возбуждение — это второй признак. И третий — способность поддерживать его во времени достаточно стойко, не сбиваясь. Наконец еще, как на четвертый признак я бы указал на достаточную инерцию, с которой, однажды начавшись в данном центре, возбуждение продолжается далее. Что я разумею под инерцией? Я хочу пояснить это несколько более конкретно на физиологическом примере. У нас в теле типическим явлением оказываются так называемые кеттенрефлексы, цепные рефлексы. Под ними мы разумеем такие группы рефлексов, которые тесно связаны между собою в определенном порядке, так что, однажды начав с рефлекса *A*, мы имеем последовательное возбуждение рефлекса *B*, рефлекса *C* и т. д. В простейшем случае эта связь может быть понята так: рефлекс *A* вызывает определенное мышечное возбуждение; мышечное возбуждение создает чувствующие стимулы для центров. Отсюда — новая рефлекторная дуга вступает в работу. Но эта новая рефлекторная дуга одновременно с этим возбуждает свою мускулатуру. Мускулатура эта опять дает для центров сенсорные стимулы, и цепь, однажды сдвинувшись, продолжается далее надолго. Примером этого является рвота, с одной стороны, и дефекация, с другой стороны, — прямая и обратная перистальтика. Здесь можно проследить целую цепь рефлексов, которые, однажды начавшись, должны идти последовательно дальше. Так вот, когда такой цепной рефлекс пошел, то его остановить уже

трудно. Если вы себе в глотку положите какой-нибудь катышек, совсем даже несъедобный, то — уже поздно, вы его проглотите. Здесь возбуждается цепь рефлексов, и положенный предмет непременно окажется в желудке. Только до тех пор, пока этот предмет у вас на языке, вы можете его выплюнуть или проглотить, но раз он уже дошел до места выхода языкоглоточного нерва на слизистую оболочку, то вы его непременно проглотите, — и, повторяю, это — в порядке цепного рефлекса.

В последнее время указано еще много интересных деталей, могущих принимать участие в таких цепных рефлексах. Мы говорили сейчас о глотании и рефлексах пищеварительного тракта, и нам сейчас же вспоминаются слюнные железы. Так вот, если мы слюнную железу, еще пока что не работавшую, смажем слюной, ее родной и хорошей знакомой, то железа начинает уже активно секретировать слюну. И точно так же, если вы альбумозой или пептоном смажете слизистую поверхность желудка, то этого достаточно, чтобы началась активная секреция. Так что здесь появляется дополнительно еще химический стимул; такие побудители химического характера должны для рефлексов играть громадную роль в смысле поддержания, подкрепления и инерции реакции, однажды пущенной в ход. Представим, что слюнная железа забеспокоилась, следы слюны появились на ее поверхности. Этим самым поддерживается вновь ее возбуждение, усиливается дальше слюноотделение, и эта последовательность, очевидно, будет поддерживать в прежнем направлении однажды начавшуюся реакцию. Это — довольно типическое явление у нас. И вот совокупность подобных событий можно назвать в самом деле «физиологической инерцией». Во всех четырех случаях, о которых я выше говорил, данный центр высоко возбудим, очень легко способен суммировать свои возбуждения, способен затем стойко их удерживать во времени и, наконец, может передавать свое возбуждение в определенном закономерном порядке и поддерживать инерцию однажды начавшихся реакций. Конечно, такой фактор легче всего будет влиять на течение идущих в теле процессов и всего легче станет доминантой.

Когда я стал на ту точку зрения, что здесь перед нами не аномалия, но правило, я затем стал думать, что перед нами не только правило, но, вероятно, чрезвычайно важный орган жизнедеятельности центральной нервной системы. Я хочу здесь немножко остановиться на этом понятии «орган».

Обычно с понятием «орган» наша мысль связывает нечто морфологически отлитое, постоянное, с какими-то постоянными статическими признаками. Мне кажется, что это совершенно не обязательно, и в особенности духу новой науки было бы свойственно не видеть здесь ничего обязательного. Органом может служить, по моему убеждению и с моей точки зрения, всякое сочетание сил, могущее привести при прочих равных условиях всякий раз к одинаковым результатам.

Орган — это прежде всего механизм с определенным однозначным действием. Громадное многообразие морфологических черт, которое мы

открываем в том или ином образовании нашего тела, впервые приобретает значение физиологического органа, после того как открывается значение этих морфологических деталей как рабочих слагающих общей, однозначно определенной физиологической равнодействующей. Значит, именно физиологическая равнодействующая дает комплексу тканей значение органа как механизма.

Было время, когда в самой механике полагали, что необходимо отправляться от статических данных системы, чтобы понять ее динамику. Механика строилась от статики к динамике. Первый Гаусс в 1829 г. поставил вопрос о том, не соответствовало ли бы обобщающему духу науки рассматривать, напротив, статику системы как частный и исключительный случай в ее непрестанном движении. Новая наука статику выводит из динамики.

Вот и новой физиологии естественно освещать смысл морфологических данных из динамики вещества, а не наоборот. Микроскоп ведь застает лишь один момент, искусственно зафиксированный и вырванный из непрестанно текучей истории, совершавшейся в динамике ткани. Когда в текучей динамике вещества определенное сочетание действующих сил всякий раз дает однозначно определенный рабочий результат, мы и назовем это сочетание действующих сил «органом», производящим данную работу. Ведь еще Декарт, а в XIX столетии Кельвин допускали в основе вещества вихревое движение. Тогда вихревое движение было бы элементарнейшим механизмом или органом, производящим известные нам свойства вещества, в том числе и статические. Всякий раз, как имеется налицо симптомокомплекс доминанты, имеется и предопределенный ею вектор поведения. И ее естественно назвать «органом поведения», хотя она и подвижна, как вихревое движение Декарта.

Определение понятия «орган» как, я бы сказал, динамического, подвижного деятеля или рабочего сочетания сил, я думаю, для физиолога чрезвычайно ценно. И с этой точки зрения можно сказать, что симптомокомплекс, который я вам описал, — это своеобразное рабочее сочетание тормозов и возбуждений, причем текущие раздражения только подкрепляют имеющийся тормоз и углубляют имеющееся возбуждение, т. е., иными словами, помогают, подкрепляют, поддерживают ту обстановку, что уже и без того подготовлена в центрах. И его всего естественнее назвать таким подвижным физиологическим органом нервной системы, играющим важную роль в ее способе работы. Это тем более, мне кажется, можно сделать, что теперь мы знаем, что в специальных экспериментальных условиях и в спинном мозгу можно вызвать подобное доминантное явление. Если мы будем фармакологически вызывать усиленную возбудимость определенного центра, точно так же и спинной мозг будет особенно отзывчив той своей стороной, где подготовлена доминанта.

Если от таких чисто искусственных экспериментов перейти к более близким в природе, то вот у моллюсков наши работники в свое время

установили доминантные явления. Теперь Чайльд в Америке устанавливает их для протистов и планарий. Затем я указывал их на медузе. Видимо, это явление — очень широко распространенное, очень типическое для работы центров, и тем более, казалось бы, можно на него смотреть именно как на принцип работы нервных центров.

Кстати, откуда я заимствовал этот термин — «доминанта»? Это коекого интриговало: почему так назвал, имел ли основание так назвать? Назвать, конечно, всячески можно, и это довольно угрюмый вопрос: почему назвали Неву — Невой? Почему так? Можно было назвать иначе или не называть, и т. д. В данном случае лишь бы название достаточно ярко отмечало данный порядок явлений. Я думаю, что и того, что я здесь излагал, уже достаточно, чтобы считать, что «доминанта» — подходящее название. Но побудителем назвать это явление именно так послужил для меня случайно привлекший мое внимание термин из книги Рихарда Авенариуса «Критика чистого опыта». Во II томе этой книги вы встречаете чрезвычайно интересные указания на то, что иногда один иннервационный ряд при определенных условиях может совершенно изменять порядок явлений в другом, параллельно идущем иннервационном ряде и изменять так, что этот первый будет как бы питаться теми импульсами, которые обычно вызывают второй иннервационный ряд; а второй иннервационный ряд, которому на эти импульсы полагалось бы реагировать, осуществляться при этом не будет. Когда я прочел это, я не мог не сказать, что здесь отмечается именно то, чем я был занят. И я, не задумываясь, назвал свои явления так, как назвал Авенариус. Надо сказать, что для нас, физиологов, Авенариус чрезвычайно интересен. Это — теоретик знания, воспитанный физиологической лабораторией, ученик Карла Людвига. Можно сказать (и где-то он сам об этом мимоходом говорит), что общий характер его мышления, в сущности говоря, воспитан впечатлениями, жившими в лаборатории Карла Людвига. Но, к сожалению, это представление о доминанте у Авенариуса имеет все-таки такой характер, что, дескать, вот какие бывают курьезы в мозговой работе. Все-таки и для него — это нечто исключительное, нечто отходящее от нормы. Недаром изложение доминанты затерялось у него где-то во II томе. Я со своей стороны еще раз и еще раз хочу подчеркнуть, что, по-моему, перед нами не нечто исключительное, не частность, тем более не аномалия, а нечто постоянное и характерное для нормальной работы нервных центров. Между прочим, Авенариус приводит несколько примеров из литературы и очень характерно подчеркивает признаки доминанты, с которыми нельзя не согласиться и с нашей точки зрения. Доминанта, с его точки зрения, — это преобразователь текущей реакции, фактор, направляющий поведение животного в данных условиях, а затем, как он характерно выражается, подстерегатель импульсов и раздражителей со стороны. Что он разумеет под этим? Маленький пример здесь надо привести. Вот всякий раз, когда вы заняты очень большой и тяжелой проблемой, ваша система *C* (как он называет центральную систему)

напряжена, ждет поводов для того, чтобы разрядиться, и она подстерегает такие стимулы со стороны, которые могли бы фактически помочь разрешиться той проблеме, которая назрела и которую разрешить вы до сих пор не могли. Очень интересная характеристика, которая как раз подчеркивает чрезвычайную возбудимость, склонность в это время реагировать, может быть, на не очень подходящие стимулы, но в определенную сторону, и подбирать из этих подходящих стимулов те, которые в особенности, счастливым образом, связаны с данным направлением реакции, которые особенно для нее необходимы, родственны, адекватны, — назовите, как угодно. Авенариус дает здесь (эта книга выпущена в 1888—1890 гг.) намек и на то, что в пределах высших этажей центральной нервной системы подобный доминантный процесс может являться прогрессивным фактором, обогащающим нервную систему новыми осведомлениями, т. е. тем, что после И. П. Павлова мы теперь назвали бы подпочвой для образования временных связей, для вылавливания новых и новых поводов из среды, для увязывания новых поводов с ранее протекавшими реакциями. Как будто это и есть та нервно-соматическая подпочва, которая лежит в основе образования новых рефлексов, новых связей, т. е. условных рефлексов? Но это, с моей стороны, только, конечно, предположение. Могу сказать: если бы я стал со своей стороны писать теорию опыта, то доминанта у меня не затерялась бы в гуще второго тома, но я начал бы с нее, тогда как Авенариус начинает со схемы Геринга.[2]

---

[2] Есть громадное затруднение, для того чтобы отожествить механизм доминанты, как я его понимаю, с механизмом, который приходится предполагать в основе условной связи И. П. Павлова. Я говорил об этом в работе «О состоянии возбуждения в доминанте» (в кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 12—14).

Всякий раз как при прочих равных условиях поднимается возбудимость центра *D*, а он, оказывается, достаточно способен суммировать и поддерживать в себе возбуждение, *D* будет неизбежно вмешиваться в текущие реакции и трансформировать их направление в определенную сторону. Тут все понятно с точки зрения нашей школы без всякого дополнительного допущения замыкания нервных путей, т. е. в условиях непрерывной нервной сети. Понятны для нас и контрастные реакции в условиях непрерывной нервной сети, т. е. относительно легкая тормозимость доминанты с переходом к контрастной установке. Всякий раз, как будут повторены прежние условия, необходимые для возникновения доминанты, будут даны и доминантные реакции, будет ли это в среднем мозгу, или в спинном, или в коре.

«Временная связь» И. П. Павлова ставит другой вопрос: как прежний доминантный процесс может возобновиться не при прежних, а при совершенно новых условиях? Вопрос в том, каким образом два местных возбуждения, не имевших между собою до сих пор ничего функционально общего, кроме случайного факта, что они несколько раз втравливались в одновременную работу, приобретают отныне способность совозбуждения в порядке «согласных рефлексов» Шеррингтона. Вы понимаете, что доминанты являются здесь уже не условием, а результатом как-то возникшей связи, которая в непрерывной нервной сети до сих пор не была дана. Что это? Новообразование нервных связей, как полагает И. П. Павлов, или последствия взаимного влияния возбуждающихся центров по «Fernsendertheorie» (теория дальнедействия нервных центров на другие центры, — *прим. сост.*), или последствия

Я думаю, что все, что я до сих пор говорил о доминанте, производит такое впечатление: да ведь здесь организм мыслится как некая единица, реагирующая целиком, как интегральное целое. Это уже не агрегат более или менее случайно связавшихся в пачку рефлекторных дуг, а это — единица, способная на текущие раздражители действовать целиком. Но возможно также, что и каждый отдельный орган нашего тела, поскольку он может рассматриваться как более или менее замкнутое однородное целое, мог бы дать основание для образования чего-то подобного тем явлениям, которые я описывал. Вот у нас в лаборатории возникли такие предположения. Много курьезов можно наблюдать, например, просто на нерве, если мы его вырежем из тела. Поскольку нерв — гомогенный аппарат, он не реагирует по частям, особенно если он свежий. Н. П. Резвяков и до него Н. Е. Введенский обратили внимание на такие явления, что если вы вызываете возбужденное состояние в определенном пункте нерва, то это тотчас вызывает своеобразные изменения раздражительности нерва по всей его длине, и не в порядке прохождения волн возбуждения, что признается классической физиологией, а в порядке какого-то стационарного функционального изменения, длящегося так долго, пока длится ваше раздражение. Н. П. Резвяков стал говорить о сопряженных изменениях раздражительности нерва, и он их сближал также с доминантными явлениями, поскольку эти изменения можно в самом деле счесть напоминающими доминанту: повышенная возбудимость одного участка нерва закономерно связана с пониженной возбудимостью других пунктов нерва. И эта пониженная возбудимость в других участках нерва связана здесь с тем, что в определенном другом месте нерва имеется, напротив, повышенная возбудимость. Можно было бы кое-что подобное почерпнуть и из старой классической физиологии. Если вы вызовете возбуждение в определенном месте ткани, то все остальные места данной ткани, например нерва, окажутся заряженными положительно на все время, пока возбужденный пункт является электроотрицательным по отношению к ним. С другой стороны, нам известно из классической физиологии, что электроположительный заряд связан с некоторым физиологическим угнетением ткани в тех местах, где этот положительный заряд имеется. Значит, выходит так, что возбужденный пункт ткани поддерживает в прочих пунктах той же ткани известную электроположительность, а стало быть — известное угнетающее влияние на раздражительность во всех остальных местах. Само собою понятно, это только отдаленные ана-

---

усвоения ритмов центрами, которые потом способны совозбуждаться по резонансу Лапика? Во всяком случае вы видите, здесь требуется ряд дополнительных гипотез, выходящих из границ моего понимания доминанты. Все говорит о том, что кортикальные клетки, как никакие другие, способны улавливать и неизгладимо удерживать следы от однажды пронесшихся реакций. И тут перед нами совершенно новые проблемы, к которым научная мысль еще не готова.

Доминанта должна играть существенную роль при установке «временных связей», но остается открытым вопрос, как может кора восстановлять прежнюю доминанту ab ovo (от яйца, с самого начала — *лат.*) без наличности прежних условий.

логии, тем более отдаленные, что те угнетения, которые мы здесь имеем, мы не можем с легким сердцем отождествлять с физиологическими тормозами. Тем не менее все-таки, может быть, было бы интересно остановиться на этих сближениях. Я помню, что моей собеседнице в лаборатории я как-то в порядке фантазии рисовал такую картину: зачем говорить непременно о живом организме как о загадочном целом? Возьмем что-нибудь более простое, например стакан с коллоидным раствором и с электролитом. Поскольку налитая в стакан жидкость представляет собой нечто отдельное от всего окружающего и в этом смысле — целое, то уже здесь внесение новых зарядов со стороны в одном определенном пункте жидкости и последующее изменение в распределении электричества и дисперсности коллоида не может не повлечь за собою изменения во всех прочих частях раствора. Там точно так же будут происходить перераспределения зарядов, изменения первоначальных свойств раствора, и, стало быть, если в следующий момент в каком-нибудь другом пункте данной жидкости в стакане вы попробуете воспроизвести тот же процесс, вы найдете там жидкость не при прежних условиях, а измененный коллоид встретит прежний фактор более или менее резко измененным эффектом. Отсюда можно говорить: раз перед нами некоторое замкнутое целое, значит, отсюда сама собою следует обязательно связь между его элементами; стало быть, можно уже здесь подыскать аналогии с доминантными процессами.

Если только мы начинаем говорить об организме как о замкнутом целом, естественно начинают вспоминаться нам принципы Липпмана и Ле Шателье: в системе, способной к устойчивому равновесию, внешнее воздействие и реакция на него со стороны системы находятся в положении противодействия. Во всех этих примерах, о которых я сейчас говорил, вспоминается, что ведь замкнутая в себе система должна реагировать так, что перемены, вызываемые в ней внешним фактором, будут направлены на то, чтобы поскорее устранить эффект от этого фактора, поскорее вернуться к успокоению, к первоначальному равновесию. В этом смысле можно сказать, что всякая изолированная система стремится к успокоению, и поэтому вот эти разнообразные и двойственные изменения, которые мы вызываем в данной целой системе, раздражая, изменяя ее, так или иначе влияя на нее в определенном пункте, направлены по принципу наименьшего действия на возвращение системы опять к равновесию, к покою, к удалению изменяющего, раздражающего, вообще действующего из среды фактора. Когда Н. П. Резвяков про нерв говорил, что там есть доминантные явления, когда я приводил пример с раствором в стакане, то тут в самом деле вполне естественно ожидать — и это, наверное, так, что реакции идут по принципу наименьшего действия в направлении Ле Шателье. Какая интересная аналогия! Нельзя ли будет к доминантным изменениям — нарастающее возбуждение в одном месте и сопряженное торможение в другом месте, — нельзя ли к этим двойственным реакциям, которые мы вызываем в целом организме, применить

без затруднений принцип Ле Шателье и тогда понять и предсказать поведение человека с точки зрения тенденции нервной системы и организма, взятого в целом, к покою и к наименьшему действию? Надо сказать, что в 1903—1904 гг. Мак-Доуголл, психофизиолог в Оксфорде, развил представление о механизме внимания, т. е. о физиологической подпочве акта внимания, с известной точки зрения близкое к тому, что мы видели здесь в доминантных явлениях, и в то же время противоположное моим пониманиям доминанты, поскольку оксфордский автор слишком поспешно натягивал нервные реакции на схему наименьшего сопротивления. Вопрос несравненно более сложен и деликатен, чем кажется на первый взгляд. Мак-Доуголл представлял себе дело таким образом: между сенсорной и моторной половинами центральной нервной системы, дескать, всегда имеется сопротивление. Благодаря этому сопротивлению в сенсорной половине накопляется какой-то нервный потенциал. Надо сказать, что неврологи — не во гнев им будь сказано — ужасно полюбили с важным видом говорить о нервном потенциале, нервной энергии и т. д. Все это получается внешне очень учено, но когда с недостаточной критикой пробуют применять совершенно точные понятия о потенциале и энергии, то добра не выходит, потому что к ним безнаказанно подходить нельзя. Это совершенно четкие, точные, математические понятия, и когда с некоторой легкостью пробуют приложить их в областях, количественно еще не разобранных, получаются утверждения не слишком полновесные.

Так вот, Мак-Доуголл начал себе рисовать, что накопляется какой-то нервный потенциал, потому что нервной энергии деваться некуда, потому что из сенсорной половины в моторную ей не пробраться; но вот под влиянием раздражения в одном месте получается место наименьшего сопротивления, дырка что ли, между сенсорной и моторной половинами; сюда и устремляется весь потенциал, тут и получается одностороннее возбуждение, а так как потенциал разряжается сюда, то во всех прочих местах нервной энергии не будет, и там реакции будут заторможены. В результате — односторонняя устремленность возбуждения в одну сторону, одностороннее стекание нервной энергии и отсутствие ее в полях торможения.

Вы чувствуете, что это попытка схематически подойти к явлениям этого рода с точки зрения законов Пуазеля или Ома, с точки зрения наименьшего сопротивления и наименьшего действия. Что касается меня, то из всего изложенного вы видите, что для моего понимания доминанты дело обстоит не так. Доминирующий центр может зареагировать совсем независимо от каких-нибудь наименьших сопротивлений в афферентных в отношении его путях: он зареагирует на данный текущий раздражитель просто потому, что его возбудимость в данный момент очень велика. Вот, допустим, у нас здесь станция отправления A, от которой вы посылаете импульсы, способные диффузно иррадиировать по нервной сети. В обычных условиях путь «наименьшего сопротивления», т. е. ближайшая анатомическая связь, увязывает эту станцию отправления с совер-

шенно определенной станцией назначения S, значит, проще всего эта станция и должна реагировать в первую голову; но я говорю, что если рядом имеется станция, соответствующая центру D, которая обладает чрезвычайно повышенной возбудимостью, способностью особенно бурно суммировать возбуждение, стойко его удерживать и инертно продолжать, то она, эта станция, тоже зареагирует на ваше раздражение, хотя бы ближайшей, упрощенной нервной связи здесь и не было. А раз D зареагирует в силу своей высокой возбудимости, то в силу своей способности копить возбуждение он будет в меру своего возбуждения трансформировать текущие реакции центра S, и тогда, к удивлению своему, вы начинаете видеть в S вместо ожидаемого возбуждения — торможение, изменение ритмов и т. д.

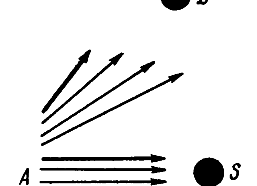


Схема связи кортикальных и спинальных центров.

Вы видите, что для принципа доминанты нет никакой необходимости толковать получающиеся эффекты столь упрощенно, по схеме наименьшего сопротивления. То, что я сейчас нарисовал вам, сразу открывает возможность понять и то, почему на первый взгляд столь заманчивое правило — «уравновешенная нервная система действует в направлении наименьшего сопротивления» — фактически постоянно нарушается и, к нашему счастью, поведение может быть направлено в сторону наибольшего сопротивления, когда это нужно. Фактически окончательная реакция будет идти не с расчетом непременно на минимум действия организма, а с расчетом использовать с той или иной полнотой те потенциалы, которые может развить станция назначения с ее рабочими эффекторами в мускулатуре в однажды начавшейся работе по заданному вектору (см. рисунок).

Для экономии времени и места я буду отправляться от того рисунка, который уже имеется перед нами. Положим, что здесь перед нами спинальная рефлекторная дуга $A—S$, при раздражении которой полагаются определенные, по штату ожидаемые реакции. Возьмем частный случай и положим, что центр D принадлежит более высокому этажу центральной нервной системы; если он будет сейчас обладать более высокой возбудимостью и большей мощностью возбуждения, чем спинальный центр S, то по-прежнему ему будет принадлежать дебют в возбуждении, а затем преобладание в качестве решающего определителя реакции. Но у центра D есть и своя рефлекторная дуга. Положим еще, что для того чтобы эта рефлекторная дуга работала и достигала, так сказать, своего физиологического результата, спинальная дуга (это такой обычный, типичный случай) должна быть заторможена. Возьмем нарочито такую спинальную рефлекторную дугу, которая мешает и нарушает работу этого центра высшего этажа. Будет происходить, обобщенно говоря, конфликт возбуждений, идущих из D, с возбуждениями, идущими на S. Будут налицо все условия для того, что лежит в качестве физиологической подпочвы под

актом торможения. Основная мысль *Н. Е. Введенского*, как ее можно кратче всего формулировать, и заключается в том, что *торможение есть результат конфликта возбуждений.* И вот здесь перед нами неизбежный, весьма неэкономный процесс борьбы возбуждений между центрами. Кроме того, если от того раздражителя, которым вы пользовались, фактически реакция пойдет с вовлечением в работу этого центра, более высокого этажа *D*, то ведь разряд возбуждения получится более мощный при прочих равных условиях, чем в том случае, если дело ограничится местным спинальным рефлексом в *S*, *ибо при прочих равных условиях* более высокие этажи центральной нервной системы в одном и том же общем пути способны развить бо́льшую сумму возбуждения. В свое время Хорсли и Гоч производили такие сравнительные определения и показали это правило. Вы понимаете, что если только ваш импульс вообще не достиг своего результата в *S*, вследствие того, что *S* заторможен, или, достигнув его, принужден был столкнуться здесь с импульсами, идущими сверху из *D*, и вступить с ними в конфликт, то здесь перед нами борьба, стык — процесс неэкономный, и вдобавок, так как импульсы, образно выражаясь, «отклонились», оказались действенными в особенности в виде возбуждения центров высшего порядка, т. е. центров, способных дать бо́льшую сумму работы, то опять-таки реакция получалась не по принципу наименьшего действия. Жизнь здесь явно расточительна, экспансивна.

Таким образом, в центральной нервной системе мы то и дело будем иметь случаи, отклоняющиеся от схемы наименьшего действия. Очень вероятно, что однажды начавшийся отдельный разряд, будет ли он в отдельном нейроне, в изолированном нервном стволе или в отдельной миофибрилле, нормально пойдет по принципу наименьшего действия. Но в следующий же момент за разрядом возникает вынужденный процесс восстановления потенциалов с привлечением энергии из среды, и суммарный рабочий эффект может накопляться так долго, как угодно, пока не наступит утомление. С другой стороны, пока дело не дошло еще до исполнительного органа, до «исполкома» центральной нервной системы, дело решается не энергиею станции отправления, а впечатлительностью к стимулам станций назначения. Что касается организма в целом, то, конечно, чем больше возбуждение, тем больше трата, падение потенциала, но при нормальных условиях тем больше и насильственный процесс, или, как его еще называют, «вынужденный процесс», идущий с поглощением энергии извне. Однажды начавши усиленно работать, нервная система на высоте своего действия вовлекает в сферу работы организма все новые и новые порции энергии со стороны. Как далеко здесь от «наименьшего действия»! И прежде всего, организм на ходу своей работы является ли изолированной системой в строгом смысле слова? И если правда, что «организм стремится к равновесию со своей средой», то как глубока и объемиста та среда, в равновесии с которой организм обретает свой покой? Не грозит ли здесь опасность, что «наименьшее действие» превратится в форму, лишенную содержания?

В условиях нормального взаимоотношения со своей средой организм связан с ней интимнейшим образом: чем больше он работает, тем больше он тащит на себе энергии из среды, забирает и вовлекает ее в свои процессы; тогда понятно, что как раз более сильный деятель, с мощной работой центральной нервной системы и всей аппаратуры, которая от нее зависит, способен за свою жизнь забрать и переработать бо́льшую сумму энергии из среды и вовлечь ее в сферу своей работы для того, чтобы дать в сумме мощный рабочий результат и длительные рабочие последствия, которые на долгое время заставят вспоминать эту центральную нервную систему и эту индивидуальность, когда ее самой более уж не будет.

Вот, еще раз возвращаясь к принципу наименьшего действия в приложении его к суммарной работе центральной нервной системы, позвольте привести маленькую перспективу, которая, мне кажется, не будет вас затруднять.

Возьмем организм, фактически наиболее преуспевший на пути к наименьшему действию, организм, получивший счастливую возможность производить минимум работы в окружающей среде. Какие примеры из биологии мы имеем? Прежде всего — это сидячие, паразитные формы. У них редуцирована высшая рецепторная система, сведены до минимума органы чувств и в связи с их сидячим поведением упрощена до крайности мышечная система, сокращена сфера рефлексов на среду, в известном смысле достигнута наибольшая изолированность от среды, расходуется и перерабатывается энергии несомненно меньше, чем у их родных братьев, перешедших от паразитной жизни к активному исканию вещей в среде. Очевидно, что мы никогда биологически не могли бы понять даже самой возможности развития высокоорганизованной рецептивной сферы — появления высших органов чувств, которые мы видим у высших животных, если бы мы допустили однажды, что рефлекторный аппарат раз навсегда, принципиально, только ограждает организм от внешних раздражителей, только старается удалить внешние раздражители от организма. Поэтому мы не будем повторять определения, которые, к сожалению, до сих пор еще встречаются в учебниках физиологии, будто рефлекс — это акт, вызываемый раздражителем и направленный на удаление этого раздражителя. Вы чувствуете, что это перед нами в физиологических терминах выраженный принцип наименьшего действия. Тут — скрытая тенденция перенести без критики принцип наименьшего действия в работу рефлекторного аппарата. Я еще раз скажу: если бы только организм принципиально пользовался своими рефлекторными дугами только для того, чтобы как-нибудь подальше быть от влияний среды и при первой возможности от них отбояриваться, то совершенно ясно, что он действительно постепенно редуцировал бы свою рефлекторную работу, и прежде всего свою высшую рецепторную систему, и постепенно превратился бы в сидячую, по возможности паразитную форму. Очевидно, что в общем и целом принцип Ле Шателье, принцип наименьшего действия, сам по себе вел бы организм к редукции, но не к развитию и экспансии.

Если мы будем сравнивать центры высших этажей с обыкновенными спинальными центрами, то как еще можно образно характеризовать их особенность? Они — дальнозоркие центры, центры, связанные с рецепторами на расстоянии, с глазами, с ушами; они прежде всего, как выражается Шеррингтон, — «предметные рецепторы», намечающие для поведения организма предмет в среде с тем, чтобы организм реагировал на него задолго до контактного соприкосновения с ним. В этом отличие церебральных рецепторов от спинальных, которые реагируют только на непосредственное соприкосновение, как наша кожа. В данном случае мы описательно и образно скажем: эти высшие рецепторы — прежде всего рецепторы более дальнозоркие. Головные ганглии со своими головными рецепторами у плавающих и ползающих форм прежде всего встречаются с новыми раздражителями, с опасностью, и они прежде всего должны физиологически служить предупредительными органами для всех остальных сегментов тела, чтобы они не перли вперед, когда впереди предстоит еще разобраться в среде. В этом заключается то, что мы называем ориентирующим значением высших центров по отношению к низшим сегментальным центрам.

Еще раз возвращаясь к принципу наименьшего действия в поведении человека, так часто можно слышать и чувствовать горький упрек: что ж, перед ним открыта дорога, все достижения перед ним, чего же он не идет, почему уклоняется и чего еще ждет? С точки зрения ближайших и контактных рецепторов, в самом деле, чего же ждать, когда перед нами путь наименьшего сопротивления, когда все дается в руки. Но вот высшие, эти наиболее дальнозоркие в пространстве и времени (в хронотопе) этажи предупреждают: очень возможно, что этот путь наименьшего сопротивления приведет к весьма большим бедствиям для того, кто тебе дороже всего; они останавливают, тормозят, вступают, может быть, в весьма тяжелую борьбу, в конфликт с низшими центрами и, очевидно, далеко уклоняют поведение от пути наименьшего действия. То, что я сейчас вам сказал, начертил на моей схеме, — это ведь общее место в работе центральной нервной системы. И вот высшие этажи, эти наиболее дальнозоркие и наиболее ориентирующие нас в хронотопе органы, предвидят предстоящую реальность задолго, у больших людей они могут предвидеть в истории за сотни лет, ибо хронотоп гения чрезвычайно обширен, и именно гениальные деятели *в своем индивидуальном поведении для себя* чаще всего идут по пути наибольшего сопротивления, для того, впрочем, чтобы достичь намеченного предмета наилучшим способом и открыть другим это достижение с наименьшей затратой сил. Нервная система отнюдь не начинает с наименьшего действия как заданного даром, она приходит к нему как к достижению, в конце. Наименьшее действие, когда оно задано с самого начала, приводит только к редукции и упадку; а когда оно достигается в конце, то только для того, чтобы началась новая текущая деятельность, новая задача, новая борьба с сопротивлениями. Все дело в том, насколько мощна та доминанта, которая владеет поведением,

насколько она преобладает над отрицательной тенденцией к покою, к самоудовлетворению, к подушке. С общебиологической точки зрения мы понимаем, что доминанты с их экспансией и влекли к упражнению, к обогащению организма новыми возможностями, они и лежат в основе образования новых рефлексов.

Попутно в связи с этим сделаем несколько сопоставлений. Мы видели, что доминанта — подвижной орган, который принципиально не несет в себе обязательства наименьшего действия, и в этом смысле доминанта никак не может быть отождествима с инстинктом, как мы обыкновенно этот термин понимаем. Бывает иногда опасно пользоваться избитыми терминами, потому что уж очень много на них навязло, по мере того как они употреблялись. Можно сказать, что эти старинные термины слишком захватаны руками. Но об инстинктах приходится говорить, ибо о них еще говорят другие, и им иногда приписывают значение чуть ли не исключительных определителей поведения.

Если бы инстинкты были главными определителями поведений человека, это значило бы, что доминанта и инстинкт — одно и то же. Для того чтобы сколько-нибудь уточнить понятие инстинкта, физиологи пробуют их сосчитать и приходят к тому, что инстинктивных факторов поведения, к счастью, не так много — около 6 или 7. Выступает на сцену принцип классификации, это своего рода наименьшее действие формальной логики, и подбирают минимум отдельных инстинктов, которые не сводились бы друг на друга, были более или менее ясно обособлены один от другого, например: пищевой, половой, исследовательский, мочеиспускательный и т. п. Если бы мы стали на этот путь, путь абстрактного упрощения в понимании определителей поведения, то опять дело сводилось бы к тому, что поведение всегда предопределено направлением наименьшего сопротивления. Инстинкт — это то, что идет так же легко, на мази, как все прирожденные рефлексы, среднемозговые и спинальные. По Джемсу Селли, вся разница лишь в том, что инстинктивный акт, идущий сам собою, без вынуждения, вовлекает в работу высшие органы чувств.

Я уже не буду повторяться, что доминанта как определитель поведения отнюдь не предполагает непременно устремления к наименьшему действию. Затем я полагаю, что с шестеркой или семеркой инстинктов в руках мы не сможем разобраться в конкретных поступках, не сможем конкретно предсказывать поступки нормального человека, каждого из нас, — я уже не говорю о поведении и поступках большого исторического деятеля. Ведь понять закономерности поведения — значит уметь детерминировать и предсказать его. Если вместо изучения конкретных доминант, которых у человека может быть многое множество, мы будем исходить из абстрактной схемочки о нескольких инстинктах, мы не скажем физиологически ничего содержательного о поведении Ньютона в его изысканиях. В конце концов не прирожденное наследие рефлексов и инстинктов, но борьба текущих конкретных доминант с унаследованным и привычным поведением приводит к оплодотворению всей работы, к поднятию дости-

жений высшей центральной нервной системы. И с этого момента уже не инстинкты будут иметь для нас значение конкретных определителей поведения, а как раз те новые надстройки, которые будут над ними возникать при столкновении с текущими доминантами, ибо эти надстройки будут действительно объективными достижениями, способными конкретно предопределять дальнейшее поведение. Если верно, что Петрарка и Данте перестали бы творить свои песни, если бы они достигли своих возлюбленных, как соловей замолкает среди лета, то для человечества было неизмеримо более объективным достижением, что «инстинкт отработал» так творчески, как он отработал у Петрарки и Данте. Теперь уже песни Петрарки и Данте стали определителями поведения для дальнейшего человечества.

Конечно, лишь предвзятость сказывается и в том, что из фонда инстинктов как определителей поведения, унаследуемых родом, исключаются инстинкты пространства, времени, счисления, симметрии, с другой стороны — инстинкт социальный. И у нас нет несомненных доказательств того, что фонд инстинктов постоянен и неизменен. Я дерзаю думать, что за всеми этими исканиями опереться на инстинкты, как на незыблемую почву скрывается старинная тенденция видеть в «la Nature» нечто благостно незыблемое, а высшую мудрость поведения полагать в «laisser faire — laisser passez».[3] Это всего лишь доминанты, которыми жил Ж.-Ж. Руссо. В известном смысле можно сказать, что вся задача человеческой культуры и человеческого самовоспитания и воспитания — в создании новых инстинктов, т. е. в создании из очень трудно дающихся вначале новых выработок и навыков таких рефлексов, которые бы шли с легкостью и силой инстинктов.

Всего лучше, быть может, последовать за И. П. Павловым, который в своем докладе в Америке с таким тактом попросту не поднимал вопроса об инстинктах как таковых, отдельно от рефлексов, а говорил «instincts or reflexes» («инстинкты или рефлексы»). Совершенно верно, ничего другого как рефлекс понятие инстинкта в себе не заключает. Это очень хорошо и отшлифованно идущий рабочий акт нервных центров, который в первое время, покамест он внове и еще не выработан, может даваться со страшным трудом, может быть, иногда стоит жизни; вторично из этого столь трудного прежде акта наступает все более и более гладкий, экономный, скользящий, незаметно идущий для нас рефлекс. Вот с этой точки зрения я полагаю, что конкретные определители поведения доминанты отнюдь не составляют какого-нибудь незыблемого и постоянного фонда, они — расширяющееся достояние человека; с другой стороны, дело упражнений именно и заключается в том, что трудно дающийся новый пробный акт, новая выработка постепенно превращается в более и более экономно работающий аппарат. Лишь как о вторичном, постепенном достижении можно говорить о прогрессирующей экономике каждой отдельной цент-

[3] нам все позволено (*франц.*).

ральной функции, но она не есть нечто, данное с самого начала, как роковое последствие наименьшего действия; это — достижение, дающееся, может быть, многими годами, может быть, иногда недостижимое в течение целой жизни.

С той точки зрения, которую я излагал, симптомокомплекс доминанты заключается в том, что определенная центральная группа, в данный момент особенно впечатлительная и возбудимая, в первую голову принимает на себя текущие импульсы, но это связано с торможениями в других центральных областях, т. е. с угнетением специфических рефлексов на адекватные раздражители в других центральных областях, и тогда множество данных из среды, которые должны были бы вызвать соответствующие рефлексы, если бы пришли к нам в другое время, остаются теперь без прежнего эффекта, а лишь усиливают текущую доминанту (действуют в руку текущего поведения). Это и есть физиологическая, активная основа того, что мы у себя, в своем внутреннем хозяйстве, называем абстракцией, отбором одних частей раздражающей нас среды и игнорированием целого ряда других областей. За абстракцией, казалось бы, такой спокойной и беспристрастной функцией ума, всегда кроется определенная направленность поведения мысли и деятельности.

Каждый раз, когда я заговариваю об абстракции, я вспоминаю красивую картину, которую по этому поводу когда-то нарисовал Уильям Джемс. Он выступал в одном обществе с докладом, и, остановившись на вопросе о том, что такое абстракция, насколько она постоянный сопроводительный момент для нашего внутреннего мозгового хозяйства, он сказал: «Вот в этот самый момент, что я с вами сейчас говорю, а вы меня слушаете, над рекой Амазонкой пролетают стаи чаек. Это реальность, которую мы сейчас, однако, не принимаем в расчет, ибо она нам сейчас неинтересна». Несомненные компоненты сейчас протекающей живой реальности так или иначе сейчас не учитываются нами потому, говорим мы, что не думаем о них, потому, скажем мы сейчас, что главенствующая сфера возбуждений, векторы текущей нашей деятельности устремлены на определенную, ограниченную группу фактов. И мы несем на себе все последствия одностороннего поведения, мы ответственны за свои абстракции в более или менее близком будущем.

Тем самым, что я настроен действовать в определенную сторону и работа моего рефлекторного аппарата поляризована в определенном направлении, во мне угнетены и трансформированы рефлексы на многие текущие явления, на которые я реагировал бы совсем иначе в других, более уравновешенных условиях. И чем исключительнее направлена и поляризована моя нервная система, тем более сужена та сфера, которою определяется моя текущая деятельность, и тем обширнее область реальности, на которую я реагирую угнетенно и трансформированно по сравнению с состоянием более или менее безразличного равновесия. Каждую минуту нашей деятельности огромные области живой и неповторимой реальности проскакивают мимо нас только потому, что доминанты наши направлены

в другую сторону. В этом смысле наши доминанты стоят между нами и реальностью. Общий колорит, под которым рисуются нам мир и люди, в чрезвычайной степени определяется тем, каковы наши доминанты и каковы мы сами. Спокойному и очень уравновешенному кабинетному ученому, вполне удовлетворенному в своей изолированности, мир рисуется как спокойное гармоническое течение или, еще лучше, как кристалл в его бесконечном покое, а люди, вероятно, надоедливыми и несведущими хлопотунами, которые существуют для того только, чтобы нарушать этот вожделенный покой. Делец, все равно — научный или биржевой, заранее видит в мире и истории всего лишь специально предоставленную среду для операций sans géne,[4] а людей разделяет в общем на умных, с которыми предстоит бороться, и на простачков, которыми предстоит пользоваться. Все это абстракции, предопределенные доминантами, и, как видите, все они более или менее ответственны. Ответственны они потому, что человеческая индивидуальность, если ее счастливым образом не поправит жизненное потрясение или встреченное другое человеческое лицо, склонна впадать в весьма опасный круг — по своему поведению и своим доминантам строить себе абстрактную теорию, чтобы оправдать и подкрепить ею свои же доминанты и поведение: «Если бы на цветы да не морозы?..».

Доминанта всегда односторонняя, и тем более, чем более она выражена. Вот почему в истории науки столь типичное явление, что абстрактные теории периодически сменяют одна другую, возвращаясь опять к тем путям, которые были покинуты, казалось, навсегда. Чем более абстрактна руководящая точка зрения в данный момент, который мы переживаем, тем бóльшие области конкретной реальности она перестает учитывать в их живом значении и тем более данных для того, чтобы теперь же скрыто подготовлялась другая, может быть прямо противоположная, теоретическая установка, обреченная в своей абстрактности на ту же судьбу. Вспомним характерную периодику противоположных точек зрения в учении о животном электричестве или в воззрениях на природу растворов. Две противоположные абстракции соотносительны, и они вызывают одна другую.

Вот в таких периодических колебаниях доминанты можно было бы усматривать признак устойчивого равновесия в ее природе, а стало быть, и применимость к ней принципа Ле Шателье. Тогда, по примеру Маха, можно было бы сводить и развитие научной теории на принцип наименьшего действия. Но Планк, конечно, совершенно прав, когда говорил, что принцип наименьшего действия растекается здесь в неопределенность, ровно ничего предсказать не может, ибо всякая научная теория при некотором остроумии может быть объявлена postfactum, как построенная на схеме наименьшего действия.

Учение о парабиозе дает нам ключ к пониманию обратимых переходов доминанты от возбуждения к торможению. Раздражитель, в данный

[4] без стеснения (*франц.*).

момент приходящий, подкрепляет имеющееся возбуждение доминанты и сопряженное с нею торможение, с тем чтобы перевести их через кризис в состояние противоположное. С этой точки зрения раздражитель действует как катализатор, подкрепитель данного, но вместе с тем и как подготовитель обратного хода равновесной реакции.

Я не буду входить в большие детали, чтобы показать относительное разнообразие физиологических условий, при которых доминанты могут слагаться в нервной системе. Ограничусь несколькими сопоставлениями. Симптомокомплекс один и тот же, а конкретные условия чрезвычайно различны. Мы знаем, что и на лабораторном препарате условия, благоприятствующие суммированию, могут быть достаточно разнообразными. Гебефреник в состоянии глубокого нарушения нервно-соматической жизни, когда вы с ним заговорите, делает весьма однообразные бредовые заявления, все одно и то же. Мы можем догадываться: вероятно, здесь дело идет о том, что одна и та же центральная группа реагирует в особенности, а прочие реакции угнетены. Это связано здесь, наверное, с чрезвычайно малой лабильностью доминирующего фокуса, который достаточно возбудим, но уже стоит на пути к парабиозу. Мы застаем здесь доминирующий центр в том состоянии малой функциональной подвижности, когда, по Н. Е. Введенскому, должно ожидать именно в этом центре облегченного суммирования возбуждений.

Теперь другой, гораздо более сложный пример: какой-нибудь замкнутый в себе поэт, ученый или мыслитель того склада, который Кречмер удачно обозначил словом «аутизм», замкнутый субъект, с упором внимания на самого себя, склонный уже с самого начала изолироваться от среды, поменьше с ней соприкасаться, и в этом смысле являющийся более или менее верным последователем принципа наименьшего действия в своем поведении, — он опять будет предопределен в своей деятельности и творчестве. Из биографий талантливых аутистов так много примеров назойливого повторения одного и того же modus operandi,[5] одной и той же, иногда очень сложной комедии, которую они повторяют, мучительно для самих себя, лишь бы торжествовала основная аутистическая тенденция, тогда как встречная историческая среда неистощима в своем изобилии и новизне. Опять одна же стационарная, монотонно господствующая установка — гнездо, вокруг которого группируется вся остальная деятельность, поведение и творчество.

Ученый схоластического склада, который никак не может вырваться из однажды навязанных ему теорий, кстати и некстати будет совать свою излюбленную точку зрения и искажать ею живые факты в их конкретном значении. Новые факты и люди уже не говорят ему ничего нового. Он оглушен собственною теориею. Известная бедность мысли, ее неподвижность, связанная с пристрастием к тому, чтобы как-нибудь не поколебались однажды уловленные руководящие определения, однажды избран-

[5] способ действия (*лат.*).

ные координатные оси, на которых откладывается реальность, — какой это типический пример в среде профессиональных ученых!

Вы видите, для будущего здесь громадное поле, чтобы раздифференцировать доминанты по конкретным условиям их возникновения. В случае аутиста и схоласта конкретные условия далеки от той относительной простоты, которую можно предполагать в случае гебефреника. Корни надо искать в общей конституции и в пережитой истории каждого конкретного лица.

Наиболее изобилующий жизнью тип — это человек, открытый своим вниманием к текущей реальности, заранее готовый принять действительность, какова она есть, увлеченный искатель истины, который не цепляется за первоначально избранные координатные оси, понимая их относительность, и до конца, до последнего момента, не останавливается на тех положениях, на которых, казалось бы, с экономической стороны можно было бы уже успокоиться, а идет все дальше и дальше, назойливо учитывая недооцененные детали, с готовностью ради этих деталей, может быть, радикально изменить свой первоначальный путь. Вот опять доминанта, хотелось бы сказать — доминанта юности, в которой еще нет ничего подвергнувшегося склерозу и омертвению, а жизнь широка и целиком открыта к тому, что впереди.

Итак, доминанты могут быть чрезвычайно различны и по конкретным условиям возникновения и по окончательным векторам. Достижения, которые они приносят, тоже могут быть чрезвычайно различны по своей ценности и по богатству результатов. Это и маховые колеса нашей машины, помогающие сцепить и организовать опыт в единое целое, но это же и навязчивая идея, предрассудок поведения. Один и тот же фактор дробит стекло, кует булат. Здесь все зависит от *относительной* величины возбудимости центров и от *относительной* способности их суммировать возбуждение. Если жизнь сильного и одаренного человека характеризуется высокодеятельной и подвижной доминантностью, то ведь и неподвижная idée fixe склеротического старика — тоже доминанта, и бредовое гнездо гебефреника — тоже доминанта. Доминанта как общая формула еще ничего не обещает. Нужно знать ее содержание и конкретные условия ее возникновения. Как общая формула доминанта говорит лишь то, что и из самых умных вещей глупец извлечет повод для продолжения глупостей и из самых неблагоприятных условий умный извлечет умное.

Человек склонен к тому, чтобы из своего поведения строить философию. Это для того, чтобы оправдать свое поведение себе самому и другим. Еще и гебефреник попытается, наверное, как-нибудь обосновать вам свой бред. Аутист и схоласт будут обосновывать свое поведение на тех или иных общих посылках. Трагизм человека в том, что у него нет никакого портативного, удобного и сподручного «критерия истины», *кроме реальной проверки своих ожиданий в прямом столкновении с конкретной действительностью*. Каждый из нас с вами в своих исканиях — всегда но-

ситель проб, проектов, попыток, ожиданий, более или менее далеко уходящих в пространстве времени, но всегда мы остаемся при этом в положении экспериментатора, пробующего, так ли это в действительности, как он проектировал. Может быть, вы усмотрите трагизм именно в том, что подлинный в своей показательности критерий истины приходит слишком поздно, тогда, когда мы чувствуем уже на своей коже, в самый последний момент, ошибочность первоначального пути: то, что мы издали принимали за плачущего ребенка, оказывается вблизи тоскующим крокодилом.

Тот путь, на котором мы строили свои проекты и предвидения, так часто оказывается в конце не таким, каким мы его предполагали. Если мы вспомним, что у более сильных из нас глубина хронотопа может быть чрезвычайно обширной, районы проектирования во времени чрезвычайно длинными, то вы поймете, как велики могут быть именно у большого человека ошибки. В сущности говоря, во всех случаях перед нами такое же положение, как и у экспериментатора в лаборатории, только несравненно более ответственное. Экспериментатор строит проект, ставит вопрос природе — так или не так, и природа в довольно скором времени ему отвечает, соответствуют ли вещам строившиеся предположения. Но вот в чем действительный трагизм: как раз в наиболее дорогих наших проектах и предположениях, которые определяют самое важное и драгоценное, фактическая проверка доминанты и векторов нашего поведения отставлена от нас далеко, и нам приходится исключительно на свой риск и ответственность брать то, что для нас дороже всего.

Таково положение, ничего с этим не поделаешь. Впрочем, может быть, здесь и хорошая сторона, ибо опять-таки если бы человек успокоился, хотя бы в далеком будущем, то, вероятно, с этого момента последовали бы все отрицательные последствия физиологического покоя, т. е. прекратилось бы развитие, прекратилось бы движение вперед. С этой стороны идеальный пункт покоя и совершенного удовлетворения остается и здесь только фикцией. У нас нет решительно никаких оснований к тому, чтобы думать, что реальность и истина станут когда-нибудь подушкою для успокоения. Подушкою для успокоения норовит быть каждая из теорий, но благодетельное столкновение с реальностью опять и опять будит засыпающую жизнь. Наша организация принципиально рассчитана на постоянное движение, на динамику, на постоянные пробы и построение проектов, а также на постоянную проверку, разочарование и ошибки. И с этой точки зрения можно сказать, что ошибка составляет вполне нормальное место именно в высшей нервной деятельности: «волков бояться, в лес не ходить».

Напоследок я остановлюсь, с тем чтобы опять вернуться к мотивам, идущим из нашей лаборатории, на следующем. Я сказал вначале, что для нашей лаборатории процесс возбуждения самым интимным и непосредственным образом связан с процессом торможения, т. е. один и тот же рефлекс, протекающий на наших глазах при тех же раздражениях,

только несколько учащенных или усиленных, а также при изменившихся условиях лабильности в центрах, может перейти в явления тормоза в этих же самых центрах. Это то, что носит название «физиологического пессимума», исходя из которого Н. Е. Введенский развивал теорию парабиоза. С этой точки зрения нужно ожидать, что возбуждение в доминантном очаге, перешагнув через известный максимум, тем самым предопределено перейти в свою противоположность, т. е. затормозиться. Значит, если вы хотите поддерживать определенный вектор поведения, определенную деятельность на одной и той же степени, вы должны все время в высшей степени тонко учитывать изменяющуюся конъюнктуру в раздражителях и в центрах, степень возбудимости доминирующего центра, отношение ее к возбудимости соседних центров, отсюда возможность или невозможность выявления доминантных очагов и соответственно с этим рассчитывать частоты и силы тех раздражений, которые продолжают вноситься в центры. Если вы хотите поддерживать один и тот же вектор на одной и той же высоте, нужно все время, я бы выразился, *воспитывать данную доминанту, тщательным образом обихаживать ее*, следить за тем, чтобы она не перевозбуждалась, не перешагнула известной величины, а все время соответствовала бы текущим условиям в центрах, с одной стороны, и в окружающей обстановке — с другой.

И опять-таки позвольте вернуться здесь на минуту к больному вопросу. Нужно ли было бы говорить о воспитании и обихаживании доминант, если бы поведение совершалось с самого начала и обязательно по принципу наименьшего действия, если бы все в нашем поведении так просто и гладко шло? Нужно ли было бы, если бы все сводилось к наличным инстинктам, как к норме, еще взывать к принципу наименьшего действия? Ведь он был бы дан уже заранее. Раз мы видим, как бережно приходится обихаживать текущие векторы поведения, как малейшая неосторожность, уже незначительное усиление тех же факторов, которые до сих пор их поддерживали, могут их сорвать, то ясное дело, что в вопросе об организации поведения дело не может ограничиться принятием того, что идет само собой, но требуется вмешательство принуждения, дисциплины, нарочитой установки на переделку своего поведения и себя самого. Данное ожидает от нас не пассивного принятия, но ревнивого искания того, что должно быть. *Мы — не наблюдатели, а участники бытия.* Наше поведение — труд.

Я думаю со своей стороны, что одна из самых трудных, на первый взгляд, пожалуй, и недостижимых в чистом виде доминант, которые нам придется воспитать в себе, заключается в том, чтобы уметь подходить к встречным людям по возможности без абстракции, по возможности уметь слышать каждого человека, взять его во всей его конкретности независимо от своих теорий, предубеждений и предвзятостей. Нужно стать однажды на этот путь, поставить его решительно своей задачей, я бы теперь сказал, переключиться на эту определенную доминанту, а затем неуклонно воспитывать ее в себе, чтобы это пошло хоть в отдаленном бу-

дущем сравнительно гладко и легко; это совершенно необходимая грядущая задача человечества, в этом нельзя сомневаться. Человек ежечасно стоит на рубеже между своей теоретической абстракцией и вновь притекающей реальностью — реальностью природы, во-первых; реальными человеческими лицами, во-вторых. Так вот, уметь не задерживаться на своей абстракции и во всякое время быть готовым предпочесть ей живую реальность, уметь конкретно подойти к каждому отдельному человеку, уметь войти в его скорлупу, зажить его жизнью, понять его точки отправления, которые его определяют, понять его доминанты, стать на его точку зрения — вот задача. Я думаю, что настоящее счастье человечества, если говорить вообще о счастье (счастье, в сущности говоря, у нас скверное слово, оно говорит тоже о каком-то наименьшем действии, о покое, о каком-то уюте, не знаю еще о чем) как о грядущем состоянии, как о чем-то, к чему стоит стремиться коллективно и всеми нашими слагающими, то, конечно, оно будет возможно в самом деле только после того, как будущий человек сможет воспитать в себе эту способность переключения в жизнь другого человека, способность понимания ближайшего встречного человека как конкретного, ничем не заменимого в природе самобытного существа, одним словом, когда воспитается в каждом из нас доминанта *на лицо другого*. Скажут, что пока это только мечта. Ну, пускай мечта будет все-таки поставлена. Человек очень сильное существо: если он начинает серьезно мечтать, то это значит, что рано или поздно мечта сбудется. Только там, где ставится доминанта на лицо другого как на самое дорогое для человека, впервые преодолевается проклятие индивидуалистического отношения к жизни, индивидуалистического миропонимания, индивидуалистической науки. Ибо ведь только в меру того, насколько каждый из нас преодолевает самого себя и свой индивидуализм, самоупор на себя, ему открывается лицо другого. И с этого момента, как открывается лицо другого, сам человек впервые заслуживает, чтобы о нем заговорили как о лице.

ПАРАБИОЗ И ДОМИНАНТА [1]

XI. Доминанта

В гомогенном физиологическом проводнике, двигательном нерве, дальняя одиночная волна возбуждения, пробегая через места очень слабого тетанического раздражения, оплодотворяет имеющиеся здесь ничтожные возбуждения, и тогда мы имеем замечательный результат: местные ритмические возбуждения, сами по себе не способные дать видимого эффекта, активируются дальнею одиночною волною и дают короткий тетанус, державшийся приблизительно столько времени, сколько длится даль-

[1] В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе. М., 1927; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 232—292. — *Прим. сост.*

няя волна. В этом состоит упомянутый выше «опыт с тетанизированными одиночными сокращениями», изданный Н. Е. Введенским еще в 1886 г.[2] Получаются взаимные влияния дальней волны и местных тетанических возбуждений: с одной стороны, местные возбуждения получили возможность проявиться лишь под влиянием экзальтирующей их дальней волны, с другой — дальняя волна заимствовала от местных возбуждений их тетанический характер. Это и есть в наиболее простом своем выражении тот механизм, который лежит в основе образования доминанты.

Если физиологический проводник будет гетерогенным, эти отношения станут еще выразительнее. Гетерогенность искусственно создается в двигательном нерве функциональным изменением его участка, когда под влиянием физических или химических агентов отдельные приступы возбуждения в пределах участка протекают более медленно, т. е. участок становится менее лабильным. Дальние волны, приходящие из нормальных частей нерва, проходя через измененный участок, поднимают имеющееся в нем состояние возбуждения, но и сами приобретают от него затяжной характер. Взаимные влияния дальних волн и местных возбуждений в измененном участке, как мы видели, могут дать в результате сначала усиление эффектов в мышце, а затем их деятельное снижение, торможение, в зависимости от частоты и силы дальних волн, с одной стороны, и от степени местной лабильности в измененном участке — с другой (см. эффекты в провизорную и в парадоксальную стадии развития парабиоза).

Перенеся эти данные на естественный гетерогенный физиологический проводник, мы должны ожидать, что всякий раз, как в проведении будет участвовать промежуточное звено с малой лабильностью (будет ли это прибор «нервных окончаний» в нервно-мышечном препарате или «нервный центр» в рефлекторной дуге), дальние волны, приносящиеся к этому посреднику, будут проходить далее к эффектору не иначе, как приобретя характер возбуждения посредника, и, с другой стороны, в самом посреднике будут создавать суммирование и последующее торможение тем легче, чем менее лабилен посредник в данный момент.

По смыслу учения о парабиозе эффекты будут слагаться так, что чем в меньшем состоянии возбуждения находится в данный момент промежуточный посредник проведения, тем более влияние дальних волн будет сказываться в подкреплении в нем наличного состояния и в экзальтации проходящих через него возбуждений; но чем выше станет состояние возбуждения в малолабильном посреднике, тем скорее дальние волны, в особенности сильные и частые, приведут к торможению.

Самый простой и вместе чрезвычайно выразительный пример доминанты в центрах и дан еще очень юным Н. Е. Введенским в 1880—1881 гг.: если в дыхательном центре лягушки предварительным раздра-

---

[2] Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. Докт. дис. СПб., 1886, с. 8—22, 96—102 (далее: Введенский Н. Е. Докт. дис.); Полн. собр. соч., т. 2. Л., 1934, с. 16—30, 104—110.

жением блуждающего нерва подготовлено до некоторой степени состояние возбуждения, специфическое для этого нерва, то после этого раздражение других отдаленных чувствующих нервов (например, в конечностях) вызывает в дыхательном центре специфический эффект блуждающего нерва; если в том же центре предварительным раздражением верхнегортанного нерва подготовлено в слабой степени состояние возбуждения, специфическое для этого нерва, то теперь раздражение и других отдаленных нервов вызывает в дыхательном центре эффект laryngei superioris.[3]

Эффекты подкрепления наличного возбуждения играют первенствующую роль в образовании доминанты. Но они сменяются обратными эффектами торможения, как только наличное возбуждение перейдет через некоторые предельные величины, а приходящие волны приобретут значение частых и сильных импульсов в зависимости от снижения лабильности или от повышения возбудимости посредника.

Сам Н. Е. Введенский занимался наиболее трудной стороной этих отношений — природой того, как складывается торможение. Явления подкрепления (корроборации) и суммирования заинтересовали его мало, и он говорил о них лишь мимоходом, как о предвестниках торможения. Зато я заинтересовался ими и их функциональным значением в особенности, и вот по какому поводу.

Изложенные данные Шеррингтона о реципрокных иннервациях антагонистических мышц интересовали Н. Е. Введенского тем более, что он сам работал над феноменом Роллета (Rollett) в условиях периферической иннервации антагонистов,[4] а затем открыл реципрокные зависимости в иннервации конечностей с двигательной зоны коры полушарий.[5] В 1907 г. Н. Е. Введенский и привлек меня к исследованию реципрокных иннерваций антагонистов при рефлексах. Здесь вскоре обнаружилось, что обратные эффекты в двух антагонистических мышцах при раздражении одного и того же центростремительного нерва не могут быть истолкованы в виде двух параллельных первичных зависимостей от величины текущего раздражения. Вскоре, например, пришлось признать, что центральный аппарат сгибателей менее лабилен, чем центральный аппарат разгибателей; а между тем при рефлексах именно первый склонен поддерживать возбуждение, второй же одновременно впадает в более или менее стойкое торможение. Необходимо было признать рядом с первичными параллельными влияниями с раздражаемого нерва на каждый из центральных аппаратов еще вторичные влияния с одного центрального аппарата на дру-

[3] Введенский Н. Е. 1) Об иннервации дыхательных движений у лягушки. — Труды СПб. о-ва естествоисп., 1880, т. 2, вып. 2, с. 201—204; 2) Über die Atmung des Frosches. — Pflüg. Arch., 1881, Bd 25, S. 129—149; Полн. собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 126—144.

[4] Введенский Н. Е. Докт. дис., с. 324; Полн. собр. соч., т. 2, с. 253.

[5] Введенский Н. Е. О взаимных отношениях между психомоторными центрами. — Журн. О-ва охран. нар. здравия, 1897, вып. 1, с. 1; Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1953, с. 158—168.

гой. И если относительно высоко лабильный аппарат разгибателей впадает в торможение в моменты возбуждений менее лабильного аппарата сгибателей, приходилось признать, что значение возбуждений сгибательного аппарата для прибора разгибателей эквивалентно сильному или частому раздражению последнего.[6] Межцентральные влияния приходится считать за факторы весьма могущественные.

Если рассматривавшиеся до сих пор зависимости реакций непосредственно от условий внешнего раздражения должны быть выражены в виде $E=f(r)$, то с признанием вторичных зависимостей реакции от межцентральных влияний мы переходим к более сложному отношению: $E=f\ (r,\ A,\ B,\ C,\ D\ldots)$, где r — внешний раздражающий фактор, а A, B, C, $D\ldots$ — межцентральные факторы, возникающие от вовлечения в сферу реакции новых и новых центров.

Когда переход от положительного возбуждения к торможению совершается в первичной зависимости от прилагаемого нами раздражения в ряду $E=f(r)$, т. е. обусловлен процессами в одном и том же физиологическом субстрате (например, в определенной рефлекторной дуге), мы должны сказать, что торможение обусловлено изменениями внутри данного субстрата и его внутренними факторами. Но когда переход от возбуждения к торможению сопряжен с вовлечением в сферу реакции новых межцентральных влияний A, B, $C\ldots$, переход этот будет связан количественно уже не с одним r, но и с величинами A, B, $C\ldots$, тогда торможение будет обусловлено, помимо r, факторами, лежащими вне первоначального субстрата реакции, т. е. в отношении его — факторами внешними. Если внутренние факторы и признаки реакции торможения даются нам в достаточно определенной форме учением о парабиозе, то внешние факторы и признаки реакций торможения имеют для экспериментатора вполне самостоятельное практическое значение. Что же касается вопроса о том, сводимы ли эти межцентральные торможения на механизм парабиоза, — он подлежит, без сомнения, самостоятельному исследованию.[7]

[6] Введенский Н. Е., Ухтомский А. А. Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва. — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1909, т. 3, с. 145; см. также: Введенский Н. Е. Полн. собр. соч., т. 4. Л., 1953, с. 291—324.

[7] Нам, ученикам Н. Е. Введенского, могло иногда показаться, что он подходил к центральным торможениям догматически, заранее предполагая, что во всех случаях последних мы имеем дело с парабиозом. Нам казалось это отступлением от того здравого принципа, которого Введенский держался в своих великолепных работах 1885—1903 гг. над периферическими торможениями: почерпать закономерности у самого живого опыта, освободившись от всякой предвзятой схемы. Затаенный догматизм при подходе к центральным торможениям, который мы подозревали, мог сильно раздражать некоторых из нас, и понятны наши попытки возражать. В частности, на диспуте при защите моей диссертации в 1911 г. Введенский говорил: «Читая Вашу книгу, я все время чувствовал, что она имеет в виду какого-то врага: и я понял, что враг этот — я». У некоторых в ответ на подозреваемый догматизм рождалась противоположная крайность — негативизм. Однако с течением времени преобладающее большинство из нас оценило плодотворность вопросов, которые ставятся учением о парабиозе, для постижения центральных торможений. И мы стали

Что касается «внешних» факторов торможения, у меня с весны 1904 г. был чрезвычайно демонстративный факт, что возбуждение аппарата дефекации может производить могущественное тормозящее действие на кортикальное возбуждение конечностей. Другой аналогичный пример можно было почерпнуть из классической литературы. Фрейсберг установил, что возбуждение аппарата мочеиспускания тормозит спинномозговые локомоторные рефлексы в конечностях.[8] Сила и продолжительность возбуждения в одном центральном аппарате является здесь внешним фактором для развития торможений в иннервационных путях другого центрального аппарата.

Как же слагается вовлечение в сферу текущей реакции новых, первоначально «посторонних» для нее центральных возбуждений; как вовлечение в реакцию этих новых «посторонних» возбуждений развивает свое влияние на течение реакции? Вот вопросы, которые заставили меня заняться в особенности условиями суммирования и накопления возбуждений в центрах под влиянием дальних волн.

Нет ничего удивительного, что при раздражении, скажем, рефлекторной дуги, производящей локомоторные рефлексы, течение реакций в этой рефлекторной дуге будет сильно осложняться, если мы будем одновременно раздражать еще какое-нибудь другое место животного, например прямую кишку. В моем опыте 1904 г. особенно интересно было то, что при раздражении наблюдаемого локомоторного пути дальний «посторонний» центр дефекации усиливал свое возбуждение по поводу именно тех раздражений, которые прилагались к локомоторному пути, а этот последний одновременно переживал торможение. Стоял двусторонний вопрос: *как может центр питать свое возбуждение за счет не относящихся к нему импульсов и как он может обратно влиять на ход реакции, к которой эти импульсы имеют прямое отношение*?

Н. Е. Введенский разрешил мне взять за тему для диссертации разработку моего опыта 1904 г., и моя книга «О зависимости двигательных кортикальных эффектов от побочных центральных влияний» принципиально содержит все то, что потом я говорил по поводу «принципа доминанты». Сложный симптомокомплекс, слагающийся из накопления возбуждения в некотором центре по поводу посторонних импульсов и из одновременного торможения реакций, имеющих к этим импульсам непосредственное отношение, показался мне достаточно интегрально целым, и

понимать, что в самом Введенском говорил не дух догматизма, — он искал в парабиозе только проводника в необыкновенно запутанном лесу центральных процессов.

В последнее время, после работы над «торможением вслед за возбуждением», мы напали и на прямые признаки того, что координирующие торможения при реципрокных иннервациях скрывают в себе в самом деле механизм парабиоза (Ухтомский А. А., Ветюков И. А. Торможение вслед за возбуждением. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 51—59; Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 20—25). Теперь над дальнейшим раскрытием этих признаков работает Н. В. Голиков.

[8] Freusberg A. — Pflüg. Arch., 1875, Bd 10, S. 194.

я стал думать, что он должен играть определенную функциональную роль в иннервации как некоторый ее подвижный орган. С именем «органа» мы привыкли связывать представление о морфологически сложившемся, статически постоянном образовании. Это совершенно не обязательно. Органом может быть всякое временное сочетание сил, способное осуществить определенное достижение. Таким временным органом может служить в иннервации парабиоз ее отдельных звеньев. Таким же временным органом, мне кажется, может служить и описанный симптомокомплекс. «Доминантой» я назвал этот симптомокомплекс потому, во-первых, что это имя отвечает смыслу явлений, — с того момента, как «посторонний» центр накопит в себе достаточно большую величину возбуждения, он приобретает доминирующее значение в определении хода реакции, т. е. в зависимости $E=f$ $(r, A, B, C, D\ldots)$ эффект E будет определяться по преимуществу величиной D, если она варьирует и возрастает в особенности; во-вторых, я сделал это потому, что способность одного иннервационного ряда питаться за счет другого с угнетением этого последнего, как я потом узнал, уже давно отмечена этим именем у философа-физиолога Авенариуса.[9] Для меня было важно отметить со своей стороны, что симптомокомплекс этот слагается еще в спинном мозгу, и ему тем более естественно приписывать значение динамического органа или принципа в работе нервных центров.[10]

XII

Как же может слагаться доминанта? Прежде всего, как может создаваться накапливание возбуждения в центре дальними посторонними для него волнами?

Н. Е. Введенский в свое время высказал мысль о диффузной волне возбуждения, способной широко разливаться по нервной сети от всякого текущего раздражения:[11] «Возбуждение, возникающее в центральной нервной системе, способно в крайне широкой степени разливаться в ней по самым отдаленным ее частям»; «Надо признать, что одна-единственная волна возбуждения, приходящая в центральную нервную систему, может обнаружить свое действие... на очень отдаленных ее центрах, если эти последние были предварительно подготовлены к этому теми или другими влияниями».

Для того чтобы центр вообще отозвался возбуждением на такую дальнюю диффузную волну, он должен, конечно, быть достаточно возбудимым; волна как раздражитель должна быть выше порога его возбудимости. Но одной степени возбудимости, без сомнения, недостаточно. Будучи высоко возбудим, физиологический прибор может быть в состоянии

---

[9] Avenarius R. — Kritik der reinen Erfahrung, 1890, Bd 2, S. 275.

[10] Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 31; Собр. соч., т. 1, с. 163.

[11] Введенский Н. Е., Ухтомский А. А. Рефлексы антагонистических мышц..., с. 174—175; см.: Введенский Н. Е. Полн. собр. соч., т. 4, с. 316—317.

«раздражительной слабости», и возбуждение не будет в нем достаточно устойчиво и интенсивно, чтобы со своей стороны он стал развивать функциональное влияние на другие приборы. Для того чтобы центр приобрел доминирующее влияние на течение прочих реакций, он должен обладать способностью копить или суммировать в себе возбуждение.[12]

Я высказал выше, что Н. Е. Введенский еще в 1886 г. указанием на экзальтационную фазу дал принципиально исчерпывающее объяснение для суммирования возбуждений при тетанусе. Впоследствии мы видели, что всякий промежуточный аппарат нервного проведения может и должен суммировать возбуждение, если при одной и той же степени лабильности он получает раздражения достаточно слабые и редкие, дабы всякая последующая волна приходилась на фазу экзальтации от предыдущей. И то же раздражение, производящее те же самые волны в нервной сети, будет производить в прежнем центре уже не экзальтацию, не суммирование, но торможение; если лабильность центра окажется очень пониженной, волны возбуждения в нем будут развиваться очень медленно, и столкновение вновь приходящих волн с теми, которые имеются, будет вести к парабиотической задержке. Чем выше лабильность центра в тот момент, как он в силу достаточной возбудимости включился в сферу влияния дальних волн, тем более частые и сильные раздражения могут еще поддерживать в нем суммирование и образование доминанты, но тем легче малейшее учащение или усиление приходящих волн переведет начавшую формироваться доминанту к торможению.

Кроме указанных условий, образование доминанты в том или ином центральном приборе будет облегчаться инерцией, с которой данный прибор развивает в себе однажды начавшееся возбуждение. В организме существуют преемственные связи рефлексов, которые Леб назвал «цепными рефлексами».[13] В глотании, в дефекации мы имеем такие цепи рефлек-

---

[12] Что способность суммировать возбуждения имеет совершенно самостоятельное значение, для того чтобы центр мог сформировать доминанту (помимо того, что он должен быть достаточно возбудим), это особенно выразительно подчеркивается сравнением доминанты и того, что Н. Е. Введенский наименовал в свое время «истериозисом» (Введенский Н. Е. 1) Об одном новом своеобразном влиянии чувствующего нерва на центральную нервную систему при его продолжительном электрическом раздражении. — Folia neurobiol., 1912, Bd 6; Полн. собр. соч., т. 4, с. 325—339; 2) Длительное раздражение чувствующего нерва и его влияние на деятельность центральной нервной системы. — C. r. Acad. sci., 1912; Полн. собр. соч., т. 4, с. 340—342). Истериозис заключается в необыкновенно высокой возбудимости того или иного центра, происходящей от непрерывного раздражения ближайшего чувствующего нерва в течение нескольких часов. Частые и сильные раздражения нерва, прогрессивно поднимая возбудимость центра, не дают, однако, места доминанте, и доминанта возникает лишь тогда, когда раздражения становятся более редкими и слабыми (М. Н. Блатова — см.: Ухтомский А. А. О дренаже возбуждений. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 48—58; Собр. соч., т. 1, с. 221—231; И. А. Ветюков — доклад на заседании Петроградского общества естествоиспытателей, декабрь 1923 г.).

[13] Loeb J. Vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig, 1899.

торных возбуждений, в которых каждое предшествующее звено влечет за собою роковым образом последующее, и однажды начавшийся поток последовательных возбуждений не удается остановить, пока он не докатится до «разрешающего акта». Благодаря, конечно, именно инерции возбуждений в таком потоке последовательных актов мне удалось в 1904 и затем в 1909—1910 гг. относительно так легко уловить в них этот своеобразный доминантный симптомокомплекс со всеми его последствиями.

«Одна и та же вновь приходящая волна возбуждения, — писал я в 1911 г., — может 1) создавать корроборации возбуждений в аппаратах, в данный момент возбуждающихся: тогда она будет лишь подкреплять, делать более выраженным существующее отношение в центрах, т. е. будет усиливать торможение в аппаратах, уже ранее тормозившихся; но она же может 2) вызывать возбуждения в аппаратах, находившихся до сих пор под влиянием торможения: тогда она будет, в силу существующих межцентральных отношений, угнетать аппараты, до сих пор возбуждавшиеся... Аппарат, способный более стойко поддерживать во времени свое состояние возбуждения, склонен реагировать на волну преимущественно в первом направлении: в нем будет происходить корроборация возбуждения, и наблюдатель будет говорить, что этот аппарат «оттягивает» к себе возбуждающие импульсы. Аппарат, возбуждения которого во времени менее стойки, будет легче уступать место новым родам возбуждения, рождающимся под влиянием приходящих... импульсов, и будет реагировать на эти последние преимущественно во втором направлении».[14]

Остановимся еще на вопросе, какая степень возбуждения в центре должна быть признана благоприятною для того, чтобы дальние волны, подходя к нему, могли образовать в нем доминанту. Естественно полагать, что для того чтобы доминанта могла заявить о себе среди прочих конкурирующих с нею центральных возбуждений, она должна быть достаточно сильна. Но было бы крайней неосторожностью говорить, что доминанта есть «центр сильного возбуждения» в смысле какого-то стационарного состояния. Чтобы быть точными, надо сказать лишь, что доминанта есть центр, наиболее легко отзывающийся на дальние волны и очень легко суммирующий в себе возбуждения по их поводу! При этом на ходу самой реакции он доходит до больших величин возбуждения. Экзальтация в нем также не предсуществует до реакции, как рефрактерная фаза не предсуществует, пока она не будет создана слишком ранним раздражением. Поэтому я говорю, что «отнюдь не сила возбуждения в центре, а именно способность к дальнейшему увеличению возбуждения под влиянием приходящего импульса может сделать центр доминантою».[15] На основании всего предыдущего читатель достаточно подготовлен к тому,

[14] Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911, с. 186; Собр. соч., т. 1, с. 135—136.

[15] Ухтомский А. А. О дренаже возбуждений. — Собр. соч., т. 1, с. 221—231.

чтобы признать, что в непрестанно подвижных отношениях между величинами и ритмами текущих импульсов, с одной стороны, наличною лабильностью реагирующего субстрата — с другой, конкретные данные для суммирования и для образования доминанты должны быть также весьма изменчивы. Если центр обладает высокой функциональной подвижностью, а стационарное возбуждение в нем самом очень слабо, то можно предсказать, что одна сильная одиночная волна, разлившаяся по нервной сети, уже выявит его доминантное значение.[16] Если центр малолабилен, а возбуждение в нем умеренно, то еще относительно сильные или относительно частые волны будут на первых порах выявлять в нем доминанту. Но при очень большой величине возбуждения в центре, все равно — будет ли он высоколабилен или нет, малейший добавочный раздражитель может повести к торможению. Дело такта, находчивости и опыта со стороны экспериментатора — оценка текущего состояния препарата и подбор требующихся раздражений для образования доминанты или для выявления уже существующей доминанты. Экспериментатор находится здесь приблизительно в таком же положении и в такой же опасности, как следователь. Вот почему я со своей стороны ничего не говорю о значении «силы возбуждения» в доминантном центре, для которой у нас ведь нет и единицы меры. Тут одно можно сказать с определенностью: центр, близкий в своем возбуждении к кульминации, от добавочного раздражения будет впадать в торможение.

На основании сказанного я полагаю, что состояние возбуждения в доминанте надо пока характеризовать совокупностью следующих признаков:

1) повышенная возбудимость: порог возбудимости в центре, становящемся доминантным, должен быть по крайней мере равен по величине раздражителю, доносящемуся до него в виде дальней волны возбуждения;

2) стойкость возбуждения: чтобы начавшееся под влиянием дальней волны возбуждение в доминанте могло в свою очередь влиять на ход реакции, возбуждение это должно быть не мимолетным во времени;

3) способность суммировать возбуждение при данной силе и частоте приходящих волн;

4) инерция, при которой значение дальних волн сказывается преимущественно в подбадривании и ускорении установившейся доминантной реакции в направлении к ее разрешению.

---

[16] Я думаю, что в тех условиях, когда доминантный центр находится в Dauererregung под влиянием гормонального Dauerreiz, выявление доминанты и происходит по этому типу: слабое местное возбуждение, довольно сильные редкие диффузные волны (Dauererregung — длительное возбуждение, Dauerreiz — длительный раздражитель; эти понятия ввел немецкий невролог и физиолог У. Эббеке в своей книге «Кортикальные возбуждения», Лейпциг, 1919. — *Прим. сост.*).

XIII

Состояние доминанты для внешнего наблюдателя характеризуется тем, что самые различные по месту приложения раздражения вызывают в первую голову реакции в одном определенном направлении, в одном определенном центре, именно в том центре, который в момент раздражения удовлетворяет четырем только что перечисленным признакам. Внешний наблюдатель может тогда описать явление так, что возбуждения «оттекают» к наиболее возбудимому и наиболее суммирующему возбуждения центру.

Насколько состояние нарастающего возбуждения в определенном центре в нормальной нервной системе связано с торможениями в других центрах, импульсы, подкрепляющие возбуждение в доминантном центре, тем самым подкрепляют и торможение в других центрах. Состояние доминанты есть подкрепление и выявление наличного соотношения центральных возбуждений как в области намечающихся положительных реакций, так и в области торможения. В этом смысле именно оно доводит до осуществления в виде механизма с определенной направленностью действия (с определенным вектором) то, пока мало определенное соотношение возбуждений в центрах, которое подготовлялось в непосредственно предшествовавшие моменты.

С особенным удовольствием приведу недавнее указание Магнуса из области тонических рефлексов на децеребрированных препаратах: «Если по тем или иным причинам тело животного и не получило еще нормального положения (т. е. не получилась еще очередная тоническая реакция), то в нем все-таки имеется „готовность“ к этому положению, так что индифферентные раздражители или даже раздражители, обычно вызывающие обратную реакцию, все равно, будут ли они слабы или сильны, вызовут стоящую на очереди реакцию положения».[17]

Вот эта «готовность» к определенной реакции, или «тенденция» к реакции, разрешающаяся по поводу индифферентных раздражений, и есть выражение доминанты, перенесенной в данный момент на определенные центры. В этих центрах вначале возбуждение так слабо, что соответствующее внешнее выражение этого возбуждения в мускулатуре может и не получиться вплоть до того момента, как индифферентные импульсы начнут суммировать возбуждение в «подготовленном» приборе и выявят его доминантное значение в текущей реакции. Суммирование же возбуждения в определенном центре сопряжено с торможениями в других центрах.

В нормальной нервной системе трудно представить себе вполне бездоминантное состояние. Вероятно, оно было бы более или менее равномерное, очень слабое возбуждение, разлитое более или менее по всем центрам. Из нашего личного опыта более всего к нему приближается, веро-

---

[17] Magnus R. Körperstellung. Berlin, 1924, S. 272, 410.

ятно, состояние бессонницы с ее слабо бродящими, неопределенными впечатлениями:

Парки бабье лепетанье,
Спящей ночи трепетанье,
Жизни мышья беготня...
Что тревожишь ты меня?
Что ты значишь, скучный шепот? [18]

Но вот уже начало определяющейся доминанты — предвестник деятельности, куда вскоре направится поток возбуждений: «Лежу и ничего не делаю, а совершенно неожиданно для меня обдумываю самую неинтересную для меня вещь — Хаджи Мурата»,[19] — писал как о докучливой вещи Л. Н. Толстой, удалившийся из Ясной Поляны в одну из тяжелых полос своей старческой жизни.

А вот еще превосходная картина того, как могущественна доминанта в своем господствовании над текущими раздражениями. Пьер Безухов, тащившийся на изъязвленных, босых ногах по холодной октябрьской грязи в числе пленных за французской армией и не замечавший того, что представлялось ему ужасным впоследствии: «Теперь только Пьер понял всю силу жизненности человека и спасительную силу перемещения внимания, подобную тому спасительному клапану в паровиках, который выпускает лишний пар, как только плотность его превышает известную норму».[20]

Что на высоте творчества господствующий поток возбуждения не только тормозит специальное переживание впечатлений, но в то же время и использует их в свое подкрепление, об этом знали давно наблюдательные люди начиная с древних и Канта.[21] Ум, беременный идеей, как темной тучей, вдруг находит механизм для ее разрешения посреди «не идущих к делу» впечатлений от восхождения на горы в солнечный день (Гельмгольц), или от прогулки посреди уличной толпы (Пуанкаре), или от созерцания обезьян в зоологическом саду (Кекуле). Измученный работою Авенариус по совету врачей был свезен женою в Италию с целью отвлечь его от поглощавших его задач. Как потом оказалось, Авенариус в Италии ничего не видел, но с усугубленной энергией собирал материалы к занимавшей его работе.[22]

Будучи по существу консервативным началом подкрепления наличного насчет всевозможных поводов и впечатлений («настаивание на

[18] Пушкин А. С. Стихи, сочиненные ночью во время бессонницы. — Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1977, с. 186.

[19] Толстой Л. Н. Письмо к Буланже 18 марта 1902 г. — Посмертные худож. произв. М., 1912, с. 192.

[20] Толстой Л. Н. Война и мир. — Собр. соч., т. 8. М., 1887, с. 216.

[21] Кант И. Антропология. СПб., 1900, с. 49—50.

[22] Карстаньен Фр. Введение в критику чистого опыта. СПб., 1898, с. XII; ряд интересных примеров этого рода см.: Лапшин. Философия изобретения, т. 2. Пгр., 1922, с. 75—107.

своем»), доминанта в следующий же момент своей жизни оказывается прогрессивным началом, поскольку из множества новых «не идущих к делу» подкрепляющих впечатлений в следующий же момент происходят подбор и отметка «пригодного», «нужного», «имеющего непосредственную связь».

Доминанта — это растревоженное, разрыхленное место нервной системы, своего рода «съемка», к которой пристает все нужное и ненужное, из чего потом делается подбор того, чем обогащается опыт.

В этом смысле я писал, что «после оживленного переживания доминанты соответствующий образ оказывается вновь переработанным и уходит в склады памяти более или менее глубоко переинтегрированным».[23]

Без сомнения, тут будет громадная разница в значении доминанты в зависимости от того, кроется ли за нею чрезвычайно малая лабильность центров, легко суммирующих свое возбуждение от слабейших раздражений, или перед нами группа высоколабильных центров, способная впадать в экзальтацию от достаточно энергичной возбуждающей волны. Гебефреник, все время повторяющий все одни и те же бредовые заявления; ученый схоластического склада, не могущий вырваться из круга однажды усвоенных теорий; или увлеченный искатель предчувствуемой и проектируемой, но не дающейся пока в руки истины, — как различны и по содержанию, и по последствиям доминанты в этих трех случаях!

Доминанта есть повсюду господствующее возбуждение посреди прочих, и повсюду она есть продукт суммирования возбуждений. Но я нарочно остановился выше несколько более подробно на относительном разнообразии условий, при которых суммирование может иметь место с точки зрения учения о парабиозе.[24]

Спрашивается, какова природа торможений, сопутствующих доминанте?

Я не могу назвать иначе, как крайней идеализацией или чрезмерным схематизмом, тот, остроумный впрочем, образ мыслей, который допускает в буквальном смысле слова «отток» возбуждений, как некоей энергии, от центров, впадающих в торможение, к центрам, наиболее возбуждающимся. «Торможение состоит повсюду в отвлечении или отводе тока энергии на какой-нибудь другой путь, являющийся в силу тех или иных условий путем наименьшего сопротивления».[25]

---

[23] Ухтомский А. А. Доминанта и интегральный образ. — Врач. газ., 1924, № 2, с. 26—29; Собр. соч., т. 1, с. 189—196.

[24] В общем на основании предыдущего можно различить три основных случая, благоприятных для суммирования возбуждения и для образования доминанты: 1) относительно редкие волны приходят одна за другой, так что каждая последующая попадает на экзальтационную фазу от эффекта предыдущей — тип нормального образования тетануса; 2) дальняя, довольно энергичная волна оплодотворяет местные слабые возбуждения, доводя их до значения сильных — тип тетанизированного одиночного сокращения; 3) дальние волны, приходящие к возбудимому участку, тем легче начинают суммирование в нем, но и тем легче переводят суммирование в торможение, чем менее лабилен участок — тип парабиоза.

[25] McDougall W. — Brain, 1903, Bd 26, S. 153.

Такую точку зрения развил психофизиолог Мак-Доуголл. Это была бы, вероятно, превосходная по экономии организация, если бы в самом деле некоторый общий потенциал, которым располагает центральная нервная система, отливал в каждый данный момент времени к одному определенному центру и тем самым переставал расходоваться во всех прочих. Надо отдать себе отчет, что если бы такой идеал организации существовал, то вообще не приходилось бы уже говорить о работах торможения, ибо торможения были бы не нужны. Некоторая непоследовательность побуждала автора этой гипотезы «торможения через дренаж возбуждений» все же употреблять термин «торможение». Гораздо последовательнее поступил поэтому И. С. Беритов, который, подновляя теорию Мак-Доуголла в приложении к кортикальным возбуждениям (под именем «закона сопряженной иррадиации»), стал вообще отрицать процессы торможения в коре.[26] В теоретических построениях этого типа логический фокус в том, что предполагается заранее данным в самих элементах нервной системы то, что требует обоснования в ее интегральной работе. Идеальная экономика задана будто бы уже в элементах нервной системы, а мы еще спрашиваем, как сэкономить работы ее в целом.[27] Для «дренажистов» центральная нервная система заранее представляет из себя наиэкономичнейшую из организаций, как для Лейбница мир заранее есть наилучший из возможных.

К сожалению, в физиологии коры головного мозга — органа выработки новых и новых реакций, проб и приспособлений — говорить о процессах деятельного торможения приходится еще в большей степени, чем в физиологии спинного мозга — органа реакций сложившихся, издревле врожденных. Нужно иметь ложные предпосылки в представлениях о механизме и значении торможения, чтобы дойти до отрицания работы торможения там, где она заявляет о себе наиболее выпукло, — в головном мозгу, носителе борьбы возбуждений по преимуществу.[28]

---

[26] Беритов И. С. Закон сопряженной иррадиации возбуждения как основной закон деятельности центральной нервной системы. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 31.

[27] Ухтомский А. А. О состоянии возбуждения в доминанте. — Там же, сб. 2, с. 3—15; Собр. соч., т. 1, с. 208—220.

[28] Леб и Шеррингтон так наглядно разъяснили в свое время, что головные сегменты животного должны обладать особенно могущественными приборами торможения, чтобы владеть возбуждениями всех прочих сегментов; если голова не владеет ногами, то ноги в своей слепоте заведут голову куда не следует (Loeb J. Vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie; Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 362). Нас уверяют, что торможение всегда есть «воспрепятствование возбуждений в таких мышцах, сокращение которых могло бы нарушить целесообразное движение» (Beritoff I. S. — Ergebn. Physiol., 1924, Bd 23, S. 64). Очень хорошо! Но раз уж мы начнем руководиться признаком целесообразности, то дозволительно спросить — целесообразность с чьей точки зрения? Если «с точки зрения ноги», то с нее достаточно, если она хорошо сгибается и разгибается. Но если «с точки зрения головы», и стало быть всего организма, то целесообразность будет в том, чтобы ноги не занесли куда не следует.

На основании прямых опытов над тем, как развиваются торможения, сопряженные с суммирующимися возбуждениями при доминанте, я могу сказать следующее. В то время как начинает нарастать возбуждение в будущем доминирующем приборе, торможение в других приборах наступает (или по крайней мере обнаруживается) не тотчас, а после того как возбуждение в первом приборе достигнет достаточной величины. Нужно, чтобы прошел ритмический ряд усиливающихся глотаний прежде, чем наступит торможение кортикальной локомоции; нужно, чтобы в аппарате дефекации возбуждение назрело почти до разрешающего акта в прямой кишке и сфинктерах, чтобы затормозилась кортикальная локомоция. Затем возбуждение в глотательном приборе может прекратиться, а наступившее при нем торможение локомоторного прибора может еще продолжаться некоторое время. Значит, элементы возбуждения и элементы торможения, входящие в состав доминанты, могут более или менее расходиться во времени. Правда, чем более бодр и свеж препарат, тем более те и другие элементы совпадают во времени. Отсюда можно догадываться, что на нормальном (не оперированном) животном они могут совпадать во времени почти совершенно. Но нельзя не видеть, что сопряженное торможение возникает не так, что будто возбуждение «отливает» (дренажируется) от тормозимого к возбуждающемуся, но так, что возбуждающееся развивает свое влияние на тормозимое.[29] Здесь также необходимо думать о конфликте возбуждений. И нужно, по завету Шеррингтона, разобраться в каждом отдельном случае, где тот «общий путь», за одновременное обладание которым принуждены бороться возбуждения двух приборов. Механизм же конфликта возбуждений должен слагаться по тому типу, как представлял это Н. Е. Введенский, или близко к тому.

Естественно допустить лишь то, что чем более вышлифована путем упражнения координированная работа возбуждений и торможений в том или ином приборе, тем более экономно должно достигаться торможение, как это и видно на таких древних и сложившихся реакциях, как общие движения в проксимальных сочленениях конечностей.[30]

---

[29] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 141—142, 173, 178, 211; Собр. соч., т. 1, с. 110—111, 128—129, 131, 150—151.

[30] Очень демонстративны цифры Хербста и Леммана, показывающие изменение коэффициента полезного действия при обучении новому движению. Если наивысший коэффициент полезного действия у человека 25%, то при постепенном усвоении непривычного движения он оказывается последовательно по дням: 1) 12.9%, 2) 10.3%, 3) 12.3%, 4) 15.0%, 5) 15.5%, 6) 16.0%, 7) 18.1%, 8) 18.8%, 9) 19.4%, 10) 19.9%, 11) 25.4%, 12) 20.6%, 13) 20.6%, 14) 21.0%, 15) 20.1%... Надо читать эти цифры, как предлагает Кекчеев: «Нарастание коэффициента полезного действия начинается не сразу, и на второй день обучения происходит даже уменьшение его, вызванное нарушением привычных координаций и незакончившимся созданием новых» (Кокчеев К. Х. Физиология труда. М., 1925, с. 207). Путь наименьшего сопротивления в механизмах нашего тела вырабатывается лишь путем упражнения и сноровки, а так часто наблюдается, что предшествовавшие сноровки противятся и мешают усвоению новых.

Механизмы нашего тела не механизмы первичной конструкции (как хочется думать дренажистам), но механизмы упражнения (как давно высказано Лотце и Лангендорфом).

До сих пор мы говорили о торможениях, сопряженных с течением доминанты, одновременных с возбуждениями в доминирующем центре. Надо сказать о *торможении, предостерегающем доминанту на ее собственном пути развития.* Все изложенное в предыдущих параграфах о парабиозе приучило читателя к мысли, что суммирование и накопление возбуждения в физиологическом приборе носит в себе уже все элементы к тому, чтобы в следующий за тем момент времени в том же приборе наступило торможение. Нет необходимости в том, чтобы на доминантном пути произошел конфликт возбуждений с возбуждениями, привходящими со стороны других путей. На своем собственном пути возбуждения, доведенные до кульминации, приведут к торможению под влиянием тех же самых факторов, которые перед тем производили суммирование. Чуть-чуть учащенные или усиленные волны при одном и том же функциональном состоянии центрального прибора переведут его возбуждение в торможение. И при одних и тех же частотах и силах приходящих волн малейшее изменение в состоянии функциональной подвижности прибора переведет его былую экзальтацию в торможение. Нужна весьма тонкая регуляция силы и последовательности возбуждающих импульсов, с одной стороны, и функционального состояния прибора — с другой, если хотят поддерживать определенную доминанту и определенную направленность действия в механизме на одной и той же высоте. Иначе доминанта, как известная односторонность действия, сама в себе носит свой конец.

Заключение

Есть три принципа, каждый из которых выставлялся в свое время как общее правило в работе нервных центров и каждый из которых представляет как бы непримиримое противоречие с двумя прочими. И в пользу каждого можно, однако, привести много фактов (см. рисунок). Хронологически первый из них может быть назван *принципом Геринга—Брейера*: возбуждение, рождающееся от раздражения, имеет тенденцию разливаться по нервным центрам так, что имеющаяся в данный момент реакция переводится в ее противоположную (например, вдыхание в выдыхание, экстензия в флексию и т. д.).

Второй *принцип Икскюлля:* возбуждение, рождающееся от раздражения, имеет тенденцию направляться всегда к центру, наиболее покоящемуся.

Наконец, *принцип доминанты:* возбуждение, рождающееся от раздражения, имеет тенденцию направляться к центру, наиболее деятельному.

Нужно было бы написать отдельную книгу, чтобы детально разобрать конкретное значение этих трех принципов, поставленных рядом. Сейчас

я позволю себе высказать лишь мимоходом мое убеждение о том, как обстоит дело в действительности.

Когда мы подходим к животному, застывшему в относительном покое в известной позе (например, к животному, лежащему с подогнутыми ногами), и наносим ему самое слабое, впрочем физиологически действительное раздражение, волна возбуждения разливается более или менее диффузно по нервной сети, центры приходят в более или менее равномерное слабое возбуждение; но в то время как центры-сгибатели не смогут прибавить ничего заметного к имеющемуся уже пассивному сгибанию (в силу так называемой «активной недостаточности мышц», благодаря которой, например, икроножная мышца не может разогнуть ноги в пятке, когда она вполне согнута в колене), центры-экстензоры тотчас заявят о своем возбуждении на сильно растянутых до сих пор разгибателях. Мы будем тогда иметь реакцию по принципу Икскюлля.

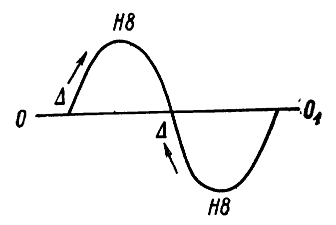


Схема взаимоотношения принципов Геринга—Брейера, доминанты и принципа Икскюлля.

Теперь подойдем к тому же животному в момент, когда оно занято, скажем, лаканием пищи (при условии, что животное не имеет причины нам не доверять). Легкое волнение, которое мы в нем вызовем, например поглаживанием, усилит лакание. Точно так же легкие раздражения содействуют родовому акту, ритмическая музыка облегчает трудную работу, журчанье ручейка содействует ходу мыслей Канта и т. п. Это все реакции по принципу *доминанты*.

Но достаточно сильное раздражение одного и того же нерва вызывает на животном глубокое вдыхание, если оно падает в момент выдыхания, и глубокое выдыхание, если оно падает в момент вдыхания. Оно может произвести сгибание, если нога была перед тем активно разогнута, и оно же ведет к разгибанию на ноге, активно согнутой. Это реакция по принципу Геринга—Брейера.

В том царстве относительности, какое представляет из себя центральная нервная система, каждый из этих принципов имеет свое место в определенный момент и каждый будет до крайности односторонен, если мы попробуем утверждать его в отдельности.

Мне кажется, что всем трем мы найдем их естественное место, если представим себе мысленно ход возбуждения в виде кривой, балансирующей около уровня покоя. Насколько реакция может идти в двух противоположных направлениях (скажем: вдыхание-выдыхание, сгибание-разгибание и т. п.), кривую возбуждения мы можем изобразить в виде периода амплитудами вверх и вниз от оси покоя. Тогда в непосредственной близи от оси покоя и при слабейших раздражениях мы будем иметь область реакций Икскюлля. Развитие возбуждения на полном ходу будет отвечать моменту, когда те же слабейшие раздражения будут подкреплять

имеющуюся реакцию. Это — область принципа доминанты. Наконец, возбуждение, близкое к кульминации, будет теми же раздражениями останавливаться и переводиться через критические точки в обратные. Эта область критических реакций соответствует принципу Геринга—Брейера. Доминантные реакции приходится аналогизировать не со взрывными, как может показаться на первый взгляд, а с каталитическими процессами.[31]

«Вся наша жизнь есть борьба». Это верно. И прежде всего борьба возбуждений в нас самих, борьба вырастающих в нас сил и побуждений между собою, постоянное возбуждение и постоянное же торможение. Суровая истина о нашей природе в том, что в ней ничто не проходит бесследно и что *«природа наша делаема»,* как выразился один древний мудрый человек. Из следов протекшего вырастают доминанты и побуждения настоящего, для того чтобы предопределить будущее. Если не овладеть вовремя зачатками своих доминант, они завладеют нами. Поэтому, если нужно выработать в человеке продуктивное поведение с определенною направленностью действия, это достигается ежеминутным, неусыпным культивированием требующихся доминант. Если у отдельного человека не хватает для этого сил, это достигается строго построенным бытом.[32]

---

[31] Весьма близкое к принципу доминанты представление развивал в свое время Форстер (Förster. Die Physiologie und Pathologie der Koordination. Jena, 1902, S. 71—73). Но у него дело рисовалось так, что чрезвычайный «заряд» возбуждения в центрах разрешается от малейшего добавочного стимула. Это именно взрывные реакции, не отвечающие тому, что мы связываем с доминантой и ее функциональным характером.

[32] Говорят: собственность есть «инстинкт». Надо сказать на это: ну и что же, что инстинкт? Это отнюдь не значит, что всегда и непременно человеческая деятельность, как натянутая резинка, будет срываться вновь и вновь, чтобы стукнуться в этот инстинкт, как в роковую силу. Природа наша возделываема. Заданное в ней мы берем, чтобы подняться выше на путях тех проектов, которые строятся для предстоящего. И интерес не в том, что эти проекты будущего являются надстройками над древними инстинктами, интерес не в фундаменте, а в том, что на этом фундаменте строится. Сами фундаменты, хотя и медленно, необходимо должны изменяться по мере роста все новых и новых условных связей И. П. Павлова. Поэтому инстинкты — не незыблемый постоянный фонд, а расширяющееся и преобразующееся достояние человека. Из того, что при анормальных условиях высшие достижения сдают наиболее легко, а наидревнейшие остаются, не значит, что наидревнейшие суть «основы поведения человека», а новые и высшие не являются таковыми. Из древнейших животных инстинктов поведение современного нам нормального человека можно понять столько же, сколько и из свойств яйца и зародыша. Можно сказать, что все дело человека и его поведение — в построении и культивировании новых инстинктов. Как я убежден, наиболее важная и радостная мысль в учении дорогого И. П. Павлова заключается в том, что работа рефлекторного аппарата не есть топтание на месте, но постоянное преобразование с устремлением во времени вперед.

II

ПАРАБИОЗ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ И УСВОЕНИЕ РИТМА РАЗДРАЖЕНИЙ

ЗАКОН «ВСЁ ИЛИ НИЧЕГО»[1]

1-й докладчик: А. А. Ухтомский. Закон «все или ничего» успел уже пережить своеобразную судьбу в учении об иннервации. Вундт в 1876 г. впервые высказал, что он имеет место для центров. Это казалось странным, ибо ничего не было известно для нерва и мышцы. Однако Шеррингтон счел возможным примкнуть к этому учению. Через несколько лет случилось так, что Шеррингтон стал отказываться от «все или ничего» для центров и в то же время кембриджские физиологи стали находить его приложимость к нерву и мышце. Положение переменилось совершенно: стали утверждать, что «все или ничего» не имеет места для центров, хотя бы он был законом для мышцы и нерва. Вслед за этим стали накапливаться данные, требующие как будто реабилитации «все или ничего» и для центров. И опять в то время как «все или ничего» стало признаваться многими для центров, Хилл говорит о «неблагоразумии» считать его за закон для нерва, когда он имеет весьма ограниченное значение для мышцы. Можно думать, что и вперед история принципа «все или ничего», как всякого крайнего принципа, будет давать колебания. Мотивы для утверждения «все или ничего» понятны. Это крайнее упрощение всех проблем с момента, когда мы примем, что *структурная единица живого вещества всегда дает функциональную единицу возбуждения.* Не приходится распространяться о том, как упрощаются все дальнейшие измерения и вычисления. Однако не совсем ясно, что такое та единица живого вещества, которая всегда вовлекается в возбуждение в целом: организм, клетки, клеточный органоид, живая молекула или, по некоторым, ее боковая цепь? С другой стороны, если, по предложению Н. Е. Введенского (1885), исходить из единичного тока действия как из элемента возбуждения, то этот элемент оказался непостоянной величиной, которой можно было бы приписать значение единицы измерения во всех условиях. У самих современных защитников «все или ничего» объем и строгость логических требований из этого принципа поэтому об-

---

[1] Труды II Всес. съезда физиологов. Л., 1926, с. 10—11; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 31—32. — *Прим. сост.*

наруживают колебания. Считают совместимым с ним представление о декременте, замедление проведения в участке депрессии, возможность групповых разрядов возбуждения в ответ на сильный импульс и т. д. Тонические «длительные возбуждения» в ответ на «длительное раздражение» представляют едва ли преодолимые затруднения для «все или ничего». Докладчик думает, что претенциозному «все или ничего» приходится противопоставить «все или меньше», причем нормальные приступы возбуждения в пределах этого «все или меньше» протекают попорционно — порциями, могущими варьировать по величине в зависимости от регулирующих факторов. В мышце регулирующий фактор — определенно химический. В нерве — вероятно, физико-химический. Наилучший пример того, как практически относиться к «все или ничего» дает Хилл. Так, где это помогает исчислению, надо им пользоваться, а там, где начинается выбор «все или ничего» или «природа», надо идти за природой.

2-й докладчик: Н. А. Рожанский (Ростов-на-Дону). Закон «все или ничего» представляет две стороны: одну общую теоретическую, другую частную физиологическую. Общая сторона это то, что энергия переходит до известной степени неделимыми комплексами, таковы кванты, атомы. С такой стороны вряд ли есть процессы, которые происходят не по закону «все или ничего», т. е. не скачками. Для физиологии важно не это, а то, насколько эти скачки могут быть связаны с физиологической морфологией. Для нерва и мышцы мы их связываем с нервным и мышечным волокном, но не будет отрицанием его, если придется связать, например, с волокнами осевого цилиндра. Метод графической записи сокращенной мышцы слишком груб, чтобы обнаружить, что непрерывность есть выражение мелкой прерываемости. Хилл всецело доказал действительность закона с термодинамической стороны для сокращений мышцы, но нашел некоторое возражение в том, что количество энергии выделяется не только пропорционально раздражению, но и нагрузке. Но, в сущности, это не противоречит закону. Затруднение встречается в принятии изотермического взрыва для нервного возбуждения. Вообще закон «все или ничего» для физиологии в этих отделах — счастливая находка, открывающая широкие перспективы исследования.

Прения

Д. Воронцов (Смоленск) замечает, что с законом «все или ничего» не согласуются наблюдения А. А. Юдина, установившего факт активности допороговых раздражений, если их приложить к нерву подряд несколько, и установленное в лаборатории Н. Е. Введенского Саксом явление парадоксальной проводимости нерва. Наиболее обстоятельные работы Г. Като в пользу закона «все или ничего» могут получить иное освещение, если принять во внимание извращенное действие электрического

тока на альтерированный нерв, обнаруженное В. Торнером и подтвержденное затем целым рядом других исследователей. Рассматривать возбуждение нерва как исключительно химический процесс, особенно как «взрыв», вряд ли вполне правильно, ибо этот процесс сложный, состоит из нескольких стадий и его тепловой коэффициент непостоянен, не говоря уже о том, что при его деятельности не наблюдается выделения тепла. Морфологическое строение нерва и физико-химическая его природа не говорят в пользу точки зрения, рассматривающей нервный процесс как «взрыв».

Е. Гольденберг (Одесса) указывает, что против принятия закона «все или ничего» целиком, без ограничений, говорит явление «лестницы». «Лестницу» можно наблюдать на самых различных объектах. Необходимо, таким образом, считать, что величина эффекта может быть больше или меньше в зависимости от времени, протекающего после предыдущего раздражения.

Заключительное слово: А. А. Ухтомский. Без сомнения надо приветствовать то время, когда физиология возбуждения станет математическим учением. При этом можно уже заранее сказать, что математическое построение теории возбуждения на основании постулата «все или ничего» будет частным и исключительным учением, вроде евклидовой геометрии. Будущей математической физиологии не избежать задачи измерения еще в пределах «элементарного возбуждения». Это затруднит наши представления, но зато поставит ближе к тому, что есть в природе.

УСВОЕНИЕ РИТМА В СВЕТЕ УЧЕНИЯ О ПАРАБИОЗЕ[1]

Состояние парабиоза в его классическом выражении слагается из взаимодействия двух факторов в парабиотическом участке, которые для краткости можно обозначить условно как: а) тонический (стойкое состояние активности в парабиотическом участке) и б) ритмический (приходящие к парабиотическому участку волны возбуждения из нормального участка).

Первый фактор мы называем тоническим, поскольку видим в нем длительное возбуждение. Если такое длительное и стойкое состояние возбуждения способно развивать со своей стороны влияния по протяжению возбудимой ткани, следует ожидать, что и эти влияния будут длительными и стойкими.

Такое длительное и стойкое влияние парабиотического участка приходится усматривать в периэлектротонических явлениях вдоль по нерву (Перна, Введенский, Шерешевский, Цибина-Рейсс, Ветюков, Романенко).

---

[1] Труды III Всес. съезда физиологов. М., 1928, с. 104—106; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 33—34. — *Прим. сост.*

Если место развития первичного парабиоза под влиянием того или иного агента рассматривать как место, подверженное «длительному раздражению», то процессы, вторично развивающиеся вдоль по нерву, следует рассматривать как выражение «длительного возбуждения».

Все парабиотические явления характеризуются однозначно, в зависимости от одной независимой переменной — меняющейся функциональной подвижности (лабильности) в парабиотическом участке. Говоря языком теории Лапика, гетерохронность парабиотического участка в отношении нормального нерва и является тем фактором, который изменяет условия проведения.

В теории парабиоза есть не вполне разъясненный пункт в следующем: каким образом нормальное возбуждение способно проникнуть в парабиотический участок и создавать в нем влияние по всей его длине при всем том, что сам парабиотический участок гетерохронен в отношении нормального участка, из которого волна приходит.

A priori это проникновение возможно лишь при том условии, что парабиотический участок, вступивший на путь падающей лабильности, способен еще поднимать свою лабильность по поводу приходящей к нему и способной проникнуть в него волны.

Иными словами, каждая приходящая к парабиотическому участку и способная проникнуть в него волна сначала как бы будит его лабильность, поднимает ее (вероятно, подъем и оживление химизма и обмена веществ), и уже потом наступает характерный для парабиоза дальнейший упадок лабильности.

Вот эту фазу, когда под влиянием приходящих ритмических волн местная лабильность поднимается, прежде чем дать дальнейшее падение, следует назвать фазой усвоения ритма.

Усвоение ритма известно фактически для нервных центров. В особенности длинные рефлекторные дуги, вовлекающие большое количество центров в сферу реакции, обнаруживают наклонность усваивать ритм раздражения. При этом усвоенный ритм возбуждения склонен продолжаться некоторое время по минованию раздражения (Ухтомский, Конради, Голиков).

Явления усвоения ритма сказываются в особенности на фоне повышенной возбудимости, сопровождающей доминантные явления, вызванные предшествующей длительной тетанизацией центростремительного нерва (Голиков, Конради).

Усвоение ритма само по себе есть выражение «повышенной возбудимости» в том участке, где он осуществляется: участок, бывший до сих пор невосприимчивым к волнам текущей частоты, становится восприимчивым к ним и возбуждается в их ритме.

В парабиотическом участке фаза усвоения ритма должна отвечать тем начальным стадиям развития парабиоза, которые характеризуются авторами как стадии повышенной возбудимости в участке.

Агент, заведомо повышающий функциональную подвижность (укорачивающий хронаксию), — стрихнин — снимает парабиоз и при этом дает своеобразную, быстро преходящую стадию «торможения вслед за возбуждением», которая должна рассматриваться как выражение усвоения ритма парабиотическим участком. Стадия эта приходится между провизорной и парадоксальной стадией парабиоза (Русинов).

В этой стадии ритмические волны успевают поднять лабильность парабиотического участка, так что волны начинают передаваться до мышцы; но, поскольку следы от парабиоза в нерве еще есть, поднятие лабильности волнами носит насильственный характер, и временно поднимавшаяся лабильность сменяется последующим торможением.

Описанная фаза «торможения вслед за возбуждением» оказывается нормальной и постоянной стадией прямого и обратного развития парабиоза от других агентов, например от солей калия. Ее нормальное место — в промежутке между провизорной и парадоксальной стадией парабиоза (Русинов).

ПРОБЛЕМА СТАЦИОНАРНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ [1]

15 лет та школа, представителем которой я являюсь, неуклонно идет путем, намеченным нашим учителем проф. Н. Е. Введенским, путем, предполагающим в нервной системе, в качестве нормальных и чрезвычайно важных факторов ее работы, наличие длительных фокусов возбуждения. В течение этих 15 лет у нас, как мы думаем, собралось достаточно новых данных, подкрепляющих эту исходную мысль и для центральной нервной системы, и для периферических проводников. Мы можем экспериментально вызывать очаги стационарных возбуждений; эти очаги играют определенную роль для тех эффектов, которые мы получаем в конечном счете. Это подкрепляет как будто ту мысль, что в нормальной работе нервной системы подобные очаги играют роль и могут быть нормальными факторами.

Признаком того, что местные очаги возбуждения, которые вызываются экспериментально в нервных проводниках, действительно заслуживают такого названия и характеристики районов возбуждения, издавна служил в первую очередь стационарный электрический ток, который, с одной стороны, сближался с токами действия, которыми физиологи характеризуют процессы возбуждения тканей, а с другой стороны — с токами покоя, которые связываются с местными альтерациями тканей.

Мы позволяем себе нарушить традиционную резкую границу между понятием тока покоя и тока действия. Мы говорим, что это — относительная разница, что ток действия переходит в ток покоя непрерывными пе-

[1] Труды Юбил. сессии АН СССР, посвящ. XV годовщине Октябрьской революции (ноябрь 1932 г.). Л., 1933, с. 359—368; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 54—61. — *Прим. сост.*

реходами и что в существе своем и тот и другой связаны с активным физиологическим состоянием. Это — старое обобщение, которое дано было нашим учителем Введенским.

Следующим признаком активности очага является повышение возбудимости по мере приближения к его границам.

Затем далее, уже за наше время, мы имеем новый признак активности — сдвиг в обмене веществ очага и притом сдвиг, сказывающийся своеобразными реакциями не только в самом очаге, но и на расстоянии от него. Этот последний признак казался нам особенно поучительным.

Представим себе местный фокус альтерации. Чем всего пагляднее можно подтвердить, что он имеет длительное стимулирующее значение для организма или нервной системы? Тем, что он развивает некоторое определенное влияние вокруг себя в проводниках, сказывающееся в них более или менее далеко от очага, в тех или иных химических изменениях, характерных для возбуждения.

Нам удалось узнать, что местный стационарный фокус альтерации влияет на изменение pH не только рядом с собою, но и в отдаленных районах по нервному проводнику, образуя в нем своеобразные стоячие волны с сдвигами в щелочную и кислую стороны и с закономерными изменениями возбудимости в отдаленных районах от места, где образован стационарный очаг. Функциональная подвижность, т. е. способность более или менее быстро развить и закончить отдельный приступ возбуждения, также закономерно изменяется как в самом очаге, так и на расстоянии от него. Все это принималось нами за признаки, подтверждающие наличие стационарной активности и возбуждения в очаге. В какой мере, однако, мы правы и можем доверять далее своему пути?

Когда теперь Президиум Академии сделал мне предложение выступить здесь с докладом, я подумал, что наиболее подходящее дело в конце этого 15-летия кратко пересмотреть здесь и произвести самопроверку, насколько мы имеем право далее идти этим путем, насколько в самом деле солидны у нас основания для того, чтобы сказать: да, стационарный очаг возбуждения — это не искусственно нами вызванное явление, не фикция нашей лаборатории и нашей теоретической мысли. Поднять этот вопрос тем более естественно, что опять и опять поднимаются голоса, которые готовы разрушить нашу работу и определенно стоят на той точке зрения, что стоячего местного возбуждения в одном и том же месте нет и не может быть, а возбуждения, с которыми мы имеем дело в нормальном организме, всегда мгновенны, мимолетны в тех районах, которые непосредственно мы наблюдаем. Они возникают на месте, чтобы сейчас же и заглохнуть и промчаться дальше в виде волны определенной длины и скорости. Запасный потенциал вещества, за счет которого может родиться возбуждение в каждом отдельном пункте ткани, мал и постоянен, и представители школ Запада выдвинули для волны возбуждения принцип «все или ничего»: возбуждение в каждый отдельный момент и в каждом отдельном пункте деятельной ткани осуществляется на мгновение, никогда

не может градуироваться, углубляться, становиться больше или меньше, оно совершенно одинаково и количественно постоянно для каждой ткани. Для каждого отдельного пункта ткани на одно мгновение оно возникает, с тем чтобы сейчас же здесь погаснуть, прерваться в тот момент, когда достигнет определенной величины, с тем чтобы пронестись дальше и творить свое дело уже по отношению к другим тканям и органам, к которым проносится этот импульс; возбуждение есть в сущности «импульс», мгновенный стимул — только так мы и должны его понимать.

Представители школы Кембриджа наиболее побуждали нас переоценивать наши взгляды; ведь это та школа, которая в исторической перспективе опирается на имя Гарвея, первого деятеля новой европейской физиологии. Я уже не буду здесь говорить о других физиологических школах, которые также возражали против возможности местных стационарных, затяжных возбуждений. Между тем для нас чрезвычайно важное значение имеет именно это понятие. Ведь отсюда мы строили толкование для целого ряда явлений, в частности для доминантного процесса, который заинтересовал многих.

Мне хотелось бы сейчас недолго остановиться на тех данных о возможности стационарных возбуждений, которые появились независимо от нашей школы, и на критике, которую эти допущения встречали со стороны представителей классического направления, желающего знать только одни бегущие «волны возбуждения» всегда одинаковой величины.

Можно считать, что первое принципиальное выступление в пользу возможности стационарного возбуждения принадлежало нашему учителю, покойному Н. Е. Введенскому. Оно было им высказано впервые в 1900 г., а затем полнее сформулировано в 1901—1903 гг.

Впечатления в широких ученых кругах Запада оно произвело мало, настолько мало, что до сего времени основные данные, от которых отправлялась мысль Введенского, у физиологов Запада отмечаются не понятиями, ради которых они опубликованы, но ничего не значащим термином «феномен Введенского». Термин говорит о чем-то необычном, идеологически изолированном, озадачивающем, во всяком случае не побуждающем пойти вслед за автором в тех теоретических перспективах, ради которых приводился «феномен Введенского». Авторы говорят о «феномене Введенского», вместо того чтобы говорить о парабиотических участках, о длительном возбуждении в них.

Для нас же важны именно те принципиальные черты и тот теоретический горизонт, который из-за «феноменов Введенского» когда-то стал перед наукой.

Какие имеются факты в западной науке, которые могли бы ободрить нас и которые мы могли бы выставить в пользу признания длительных возбуждений независимо от наших здешних исканий? Я могу указать на Эвальда, который в свое время изучал их на моллюске: с одной стороны, быстрые сократительные иннервации мышцы, а с другой стороны — так называемые тонические процессы мышцы — и уловил, что электрические

выражения активного состояния в том и другом случае разные. Если дело идет о сокращении, феномене, протекающем быстро, то ему будет соответствовать обычный классический ток действия, к которому мы привыкли, предшествующий сокращению в виде волны, быстро пробегающей по ткани, и соответствующий классическому представлению о «нервном импульсе».

Для тонуса Эвальд получил неколебательную длительную электрическую активность, которая протекала одновременно с механическим эффектом сокращения; ее автор предлагал назвать «током тонуса», в противоположность «току сокращения» первого случая. Эвальд формулировал из своих наблюдений тот вывод, что тоническая активность ткани есть процесс непрерывный, притом как в механическом, так и электрическом своем выражении. Конечно, это представление должно было ободрять нас (1910).

Затем можно вспомнить голландского физиолога Де-Бура, который сделал интересное наблюдение над вератринной утомленной мышцей. Если так утомить отравленную вератрином мышцу, что даже на сильнейшее раздражение она будет давать очень маленький и быстро проходящий механический эффект в виде короткого низенького подскока, то электрический эффект при этом все еще будет сохранять типичную для данного отравления вератриноидную форму: после короткого тока действия в самом начале происходит значительное уменьшение потенциала, с тем чтобы потом ток снова значительно возрос надолго в виде длительного эффекта. Можно сказать, что здесь форма электрического эффекта воспроизводит ту форму механического сокращения, которая типична для свежей вератринной мышцы: короткое сокращение вначале и длительный спазм затем (1915). На утомленной мышце механической затяжки от вератринного отравления нет, а электрическая затяжка есть. Как видим, при известных условиях ткани позвоночного способны дать затяжную электрическую деятельность, затяжной ток действия.

Затем еще больший эффект в 1920—1923 гг. произвели работы берлинского невропатолога Ф. Г. Леви. Обследуя на человеке мышцы при хорее, атетозе и дрожательном параличе, он пришел к убеждению, что при боковом отведении к гальванометру получаются с мышц, кроме двухфазных токов действия, длительные отклонения струны, как бы сдвиги на новые положения равновесия. Леви допускал за ними «длительное возбуждение».

Этот ряд фактов, которые могли нас ободрять, не произвел, впрочем, доказательного впечатления на большинство электрофизиологов. Говорили и говорят, что это или искусственные, или более или менее патолого-анормальные явления в тканях и что здесь мы имеем дело, вероятнее всего, не с возбуждением в физиологическом смысле, а лишь с физико-химическими изменениями, связанными с передвижением, например воды в тканях, с осмотическими процессами и т. п. Подобные длительные электрические эффекты можно получить с кишечной струны, когда

она погружена в раствор кислоты и имбибирует воду. По мере передвижения воды по такой струне можно наблюдать токи, имитирующие до точности те картины, которые я вам только что описал.

Более значительный сдвиг в нашу пользу наступил в 1922—1926 гг., когда германский ученый Эббеке принципиально близко подошел к нашей точке зрения. Этот исследователь сыграл большую роль в развитии представления о процессе возбуждения как о следствии изменения проницаемости преград для зарядов в тканях, а также в развитии представления, что физиологическое возбуждение с точки зрения физико-химической есть всегда процесс деполяризации. Там, где есть обратимая деполяризация тканей под влиянием тех или других преходящих влияний, есть основание говорить о том, что имеется установка условий для возбуждения. С этой точки зрения открывалась возможность пересмотреть данные нашей школы о стационарном возбуждении с меньшим предубеждением, чем это делалось до сих пор. Опыты и установка мысли Эббеке подводили его к представлению о парабиозе; по ряду вопросов его взгляды почти вполне параллельны воззрениям нашей школы. Для «длительных возбуждений», с его точки зрения, есть определенное место в физиологических условиях.

Кембриджская школа и большинство физиологов на континенте продолжали утверждать, что затяжные процессы деполяризации, поскольку они не укладываются в простое представление о «волне возбуждения», не заслуживают названия процессов возбуждения в строгом смысле слова и их нужно выделить в особую группу явлений. Казалось просто немыслимым, чтобы процесс возбуждения как-нибудь мог стать стационарным. Ибо ведь готовый к работе потенциал ткани на каждом отдельном ее пункте ограничен и весьма невелик. Значит, вспышка возбуждения сразу этот потенциал на месте истратит. В следующее тотчас мгновение возбуждение может стать только на соседних пунктах, а на прежнем месте его должна иметь место рефрактерность, неспособность реагировать на раздражения. Чтобы возобновился местный потенциал, нужно время. А когда он накопится, новое возбуждение опять вызовет только волну и ничего более. Так мы будем иметь ритмические волны и только ритмические волны, но никогда не стационарное возбуждение. Это рассуждение казалось бесспорным для представителей кембриджской школы. При всем том, что по старой традиции они не любят опираться на априорные соображения, но всегда предпочитают факты, в данном случае они так уверены в своем рассуждении, что, приведя несколько фактов за свое воззрение, они заканчивают, что если бы фактов и не хватало, все-таки ясно, что, кроме бегущего импульса, никакого другого возбуждения признать нельзя.

Когда нам говорят о само собой разумеющейся обязательности положения о невозможности местного стационарного возбуждения, это заставляет нас насторожиться: если дело идет, в конце концов, об аксиоме, о теоретическом требовании, то падать духом нам не следует, ибо ведь

в естествознании самая лучшая аксиоматика разлетается без остатка перед двумя-тремя убедительными фактами.

Теперь перейдем к последним новостям, которые приносит нам Запад. В 1928 г. Иордан, голландский сравнительный физиолог, выпустил работу под заглавием «К теории центральной деятельности на основании центральных функций у брюхоногих». Здесь определенно устанавливается наличность длительного «состояния активности» в ганглиях беспозвоночного, правда не «возбуждение», которое боятся назвать. Иордан говорит, что в зависимости от местного «состояния активности» (по-нашему — стационарного возбуждения) развиваются определенные влияния на поведение других центров, других нервных образований и органов, даже значительно удаленных от места, где развивается стационарное «состояние активности». Это — данные, которые согласуются с нашими данными на Limnaeus 1922—1923 гг. Правда, открытия на беспозвоночных не производят значительного впечатления у противников стационарного возбуждения; всегда можно сказать, что не следует злоупотреблять сравнением и позволять себе скачки от червя и моллюска к теплокровному, т. е. от наблюдений над моллюском делать заключение к высшей форме.

Совершенно не зная того, что делается на Западе, мы тоже стали на путь изысканий в этом направлении, В. Е. Делов у нас построил усилительную установку.

В Кембридже очень быстро воспользовались усилительными установками и пришли к данным, которые заставили отступить всю их прежнюю теорию. Кембриджские ученые говорят теперь, что чувствительные нервные окончания, ганглиозные клетки и центры могут находиться в стационарном возбуждении, характеризующемся неколебательно-гладкими потенциалами, и что, например, дыхательный центр находится стационарно в состоянии деполяризации, от которой никогда полностью освободиться не может. Приводятся подробные аргументации, доказывающие, что эти гладкие потенциалы никак не могут быть продуктами слияния и совпадения отдельных волн возбуждения, но являются выражением местной длительной активности.

Еще в 1929 г. в Кембридже подробно переисследовано явление, которым мы занимались очень давно: электрическое напряжение в поперечном срезе. Я начинаю с этого опыта, чтобы вы видели аналогию пути, по которому идут теперь кембриджцы, с тем путем, по которому шла наша школа. У места поперечного среза мышцы и нерва протекают какие-то процессы, сопровождающиеся стационарной электрической деятельностью, которая, с нашей точки зрения, обнаруживает местное стационарное возбуждение. Другие называли это явление током покоя.

В 1924 г. немецкий физиолог Бремзер стал утверждать, что поперечный срез может рождать от себя волны возбуждения при определенных условиях, т. е. может являться настоящим источником возбуждения для ближайшей к нему здоровой ткани. Бремзер указывал, что срез стано-

вится источником зарождения волн при условии, если на него падают импульсы. Импульсы, приходящие со стороны к поперечному срезу, могут поднимать электрический потенциал в нем настолько, что он в окружающей ткани способен развить волну возбуждения. Картина, как приходится думать, такая: стационарный местный потенциал развивает от себя петли тока на здоровую ткань, а здоровая ткань в ответ на это со своей стороны рождает токи действия, т. е. периодические волны. Почему периодические? Потому что в проводящей ткани есть рефрактерная фаза определенной и небольшой длительности. Кембриджские работники, сохраняя свои прежние схематические воззрения на то, как рождается и убегает процесс возбуждения в проводящей ткани мышцы или нерва, полагают теперь, что область поперечного среза есть постоянный (стационарный) источник стимуляции для нормальной ткани. Для них — это район если не возбуждения, то возбуждающего действия вдоль по прочей ткани (постоянная стимуляция).

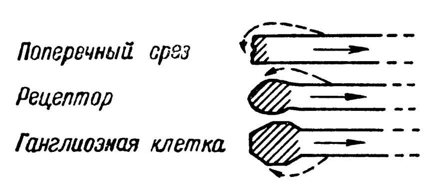


Схема возникновения местного возбуждения в трех элементах нервной системы.

В этом только что разобранном случае источник стационарной стимуляции создается в ткани вследствие ее альтерации поранением (перерезкою). Область альтерации является источником электрического напряжения, которое достаточно для того, чтобы производить раздражающее действие па нормальную ткань, хотя бы и без добавочных стимулов. Нормальная ткань будет заниматься повторным рождением и отправкою волн возбуждения, поскольку имеется местный потенциал, достаточный для ее раздражения. Теперь более сложный случай: на нормальном рецепторе, например на чувствующем окончании кожи, на элементах сетчатки глаза и т. п., в отношении к отходящему от них нервному проводнику. И третий случай: тело ганглиозной клетки в его отношении к ее нейроаксону.

Еще Н. Е. Введенский позволил себе отправляться от поперечного среза для того, чтобы толковать события в парабиотическом участке, а отсюда переходить к толкованию того, что делается в центре. И вот, не цитируя, не ссылаясь на школу Введенского, кембриджцы развивают в 1931 г. ту самую аналогию, которой жила наша школа не менее тридцати лет: поперечный срез ведет себя в отношении нерва так же, как и нормальный рецептор, от которого отправляются импульсы с кожи или из оптического прибора вдоль по чувствующему нерву, или как ганглиозная клетка относительно аксона.

На рисунке мы имеем поперечный срез с его потенциалом, от него идет волна возбуждения на продолжении проводящей ткани, а ткань ведет себя так, как это соответствует ее возбудимости и рефрактерной фазе: она отправляет от среза одну волну за другой, т. е. она со своей стороны работает нормально. Теперь вместо этого поперечного среза представьте

нервную ганглиозную клетку. Совершенно так же и ганглиозная клетка, как теперь утверждают кембриджцы, является областью постоянной деполяризации в отношении своего нейроаксона, что же касается нейроаксона, то он ведет себя так, как обыкновенный нерв, рождая ритмические волны. Так же, как ганглиозная клетка, ведет себя и рецептор, будь то кожный или оптический периферический орган, — дело будет сводиться принципиально к тому же самому. Очень давно Дюбуа-Реймон, Кюне и Штейнер нашли, что сетчатка глаза под влиянием освещения дает затяжные токи действия. Впоследствии европейские физиологи стали говорить, что эта длительная активность есть в сущности результат суммирования и слияния отдельных кратких импульсов, каждый отдельный элемент сетчатки в отдельности стационарных потенциалов рождать не может, но должен давать вибрирующие волны; и только благодаря тому, что сетчатка в совокупности, будучи освещена на большом протяжении, рождает суммарные действия множества рецепторов, эти суммарные действия и могут представляться, как будто это стационарный, неколебательный потенциал, тогда как он весь состоит из колебаний.

Теперь, после своих новых опытов на кожных нервных окончаниях, кембриджцы убедились, что элементарные рецепторы, каждый в отдельности, дают явления «постоянной стимуляции», что в каждом из них развивается стационарный местный потенциал, то возрастающий, то падающий под влиянием раздражений из среды, градуируемый, во всяком случае пребывающий и углубляющийся на месте и никакого отношения не имеющий к знаменитому «все или ничего».

Вы видите, недавние защитники безотносительного «все или ничего» и противники мысли о стационарном возбуждении сейчас утверждают то, из чего постоянно исходили мы.

Когда мы представляем себе, что определенный район нерва в искусственных условиях местного наркоза или определенная группа нервных клеток в естественных рефлекторных условиях отправляет импульсы на периферию к мышце, мы не считаем, будто ритмика импульсов в мышце будет определяться исключительно рефрактерной фазой последнего звена в проводящей цепи, т. е. нерва, идущего к мышце. Идущая к мышце ритмика импульсов определяется в особенности импульсами, раздражающими нерв в центральном участке или чувствующий нерв рефлекторного прибора. Если бы мы сказали себе, что ритм импульсов, подходящих к мышце, определяется исключительно рефрактерной фазой последнего проводника, то тем самым мы получили бы в неумеренно обостренной форме высказанный мною (для доминанты) принцип: реакция определяется энергиями станции назначения. Пришлось бы обострить этот принцип до такой формы: реакция определяется исключительно рефрактерной фазой станции назначения и ее способностью рождать в себе ритмику волн в ответ на постоянное раздражение в предыдущей станции отправления, будет ли это поперечный срез, или наркотический участок, или ганглиозная клетка. Очевидно, это была бы недопустимая крайность.

Если остается в силе, что эффект определяется потенциалами станции назначения, то мы не можем принять, что он определяется постоянно рефрактерной фазой станции назначения. Между тем мы должны были бы принять это, если бы «постоянное раздражение» не скрывало за собой подлинного состояния возбуждения, способного возрастать и падать под влиянием приходящих стимулов.

Другая крайность грозит нам по ту сторону альтерированного участка (вообще участка, способного рождать «постоянное раздражение»). Нежелание видеть с определенностью состояние возбуждения в участке альтерированном побуждает переоценивать там значение нормального пути, приносящего импульсы, т. е. станции отправления. Так поступает, например, Като, приписывая явления усвоения ритма в участке исключительно длительности рефрактерных фаз станции отправления.

Сделан первый важнейший шаг: признаны в нервной системе участки стационарного раздражения; если будет сделана маленькая добавка к этому шагу в виде признания, что за «постоянным раздражением» скрывается стационарное возбуждение, способное углубляться и уменьшаться с соответственным изменением рефрактерных фаз внутри альтерированного участка, получится полностью наше представление.

Дает себя еще чувствовать нежелание приписать определяющее значение тому состоянию возбуждения, которое скрывается за «постоянным раздражением», хотя ближайшие факты заставляют признать, что под влиянием различных факторов (освещение на сетчатку глаза, давление и растягивание кожи и т. п.) один и тот же одиночный рецептор дает возрастание своего потенциала и раздражающего действия, когда и отправляющиеся волны становятся учащенными, а рефрактерные фазы укороченными.

Изложенное мною сейчас ободряет меня, а также и тех, которые ближайшим образом связаны с нашей школой и работают в ней. Ведь это особенно важно, когда противники приходят к тем же утверждениям, но другими путями и на основании других методов и фактов. Тем менее возможно подозрение, что тут замешано старое предубеждение вроде того, что можно было бы подозревать в нас.

Говорить ли, что признание стационарного очага возбуждения — это панацея и что можно решительно все случаи доминант сводить к стационарному фокусу возбуждения? Я думаю, что нет. Я думаю, что это было бы опять уже предвзятостью и предрассудком. В последнее время развивается очень интересная мысль, пока в виде предположений, требующая тщательного внимания к себе. Еще в 1889 г. американские психологи заговорили о функциональных циклах в нервной системе. Голландские неврологи в последнее время приводят ряд интереснейших явлений, связанных с межцентральными циклами возбуждений. Мы привыкли думать, что центральная работа в своем типе заключается только в приеме импульсов из среды и в посылке ответных импульсов в среду, и мы не останавливаемся на возможности, что центр, придя в состояние

возбуждения, может посылать свои импульсы другому центру, а этот второй, рассылая свои импульсы, может заслать часть их опять в первый центр. А между тем такой цикл бывает, и это совсем не обязательно «circulus vitiosus».[2] Голландские ученые указали подобный цикл для установки речевой мускулатуры со стороны мозжечка (Иелгерсма и Винклер).

Подобные функциональные циклы получили свое признание во многих клиниках, но еще не популярны в специальных лабораториях. Очень часто бывает, что практики, стоящие ближе к живой действительности, идут впереди нас, теоретиков, которые, может быть, только спустя много времени оценят то, что видно давно клиницисту.

Надо сказать, что мы, теоретики, склонны относиться не с достаточным вниманием к тому, что утверждают практики-врачи и работники клиники. Но в естествознании практика идет впереди, и в физиологии врачи часто шли и будут идти впереди, оплодотворяя своим тяжелым опытом физиологическую мысль.

ВОЗБУЖДЕНИЕ, УТОМЛЕНИЕ, ТОРМОЖЕНИЕ[1]

Всем нам известно, какую огромную роль в истории науки вообще, в частности физиологической науки, играло привлечение к пониманию явлений схемы механизма в его классическом, первоначальном смысле слова.

Когда мы говорим о механизме в старом, классическом смысле слова, это значит, что его конструкцией, раз навсегда построенной, предопределяется закономерность его действия и всего того, что мы можем от него ожидать. Это значит также, что время как самостоятельный фактор в закономерности, связующей части механизма между собою, роли не играет. Время играет, конечно, громадную роль в том количестве энергии, которое мы можем добыть от механизма в зависимости от продолжительности его действия, в количестве продуктов, которые мы можем от него ожидать: чем больше времени механизм работает, тем больше он дает, но в закономерности его, по которой он построен и которой предрешается его образ действия, время роли не играет. В таком случае возникает вопрос: как же сказывается действие текущего времени на механизме? Всякий из нас скажет: влияние времени сказывается в том, что по мере работы механизма он понемногу портится, понемногу стирается, понемногу приобретает неизбежные дефекты, и, поскольку дело идет о наших технических механизмах, дефекты необратимые. Естественно, что, когда «безвременную» схему механизма мы прилагаем к жизненным явлениям, мы хотим найти и там постоянные, недвижные, от времени не изменяющиеся закономерности; а если там начинаются постепенные изменения

[2] порочный круг (*лат.*).

[1] Доклад на V Всес. съезде физиологов. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, вып. 6, с. 1114; Собр. соч., т. 2, Л., 1951, с. 34—61. — *Прим. сост.*

от работы и изменения в состоянии, то это, предполагается, тоже должен быть дефект и начинающая сказываться порча вследствие работы. Иными словами, рано или поздно мы доходим до логически неизбежного вывода, что работа есть то, что всегда портит работающего, поскольку считаем, что работающий есть только механизм.

Я позволю себе остановиться на одной, на мой взгляд замечательной статье, опубликованной с год назад известным Алексисом Каррелем. Это — маленькая статья, но мы знаем, что часто именно маленькие статьи в науке являлись особенно существенными! Пред нами статья «О физиологическом времени». Автор отправляется от наблюдений над своими тканевыми культурами и обращает внимание на то, что культура отдельной ткани способна продолжать жизнедеятельность, делиться и наращивать материал неопределенно долго, лишь очень медленно и монотонно снижая скорости метаболизма под влиянием постепенно накапливающихся метаболитов. Все клеточки культуры, поскольку они метаболически однородны, участвуют в этом снижении скорости равномерно. Если по мере накопления метаболитов мы будем их удалять, культура сохраняет прежний темп жизнедеятельности неопределенно долго; но и тогда, когда жизнедеятельность идет, не снижаясь, и тогда, когда она снижается равномерно. в пределах односторонней клеточной культуры заметить относительные признаки временных изменений нельзя, поскольку каждый из участников, т. е. каждая из клеточек данной ткани, сдвигается совершенно по тому же закону, столь же монотонно и одномерно, одним и тем же темпом замедляя свой метаболизм. Когда метаболиты удаляются, культура возобновляет всеми своими клетками первоначальный марш, и поскольку темп во всех клетках одинаков, внутри культуры заметить временные изменения нельзя. Для каждой односторонней культуры при прочих равных условиях затухание имеет постоянные скорости, и в пределах культуры разнобоя, разницы во временных темпах нет. Но если мы попробуем такие культуры сопоставить вместе и представить себе, как они ведут себя в совокупности, — разные скорости изменений жизнедеятельности под влиянием собственных метаболитов будут сказываться в разных тканях разными темпами. Тогда ткани принуждены работать вместе и составлять некоторое отдельное целое; с этого момента они и принуждены внутри само̀й системы считаться с временем как с фактором. В разнородном тканевом комплексе время дает себя знать разнобоем и неравномерностью работы в отдельных клеточных группах. Поскольку монотонные сдвиги всей культуры в сторону замедления внутри культуры замечены быть не могут, такая культура может быть названа безвременной, и именно она более всего отвечает схеме однажды навсегда построенного механизма. Но необходимость сожительства разнообразных клеток с разнообразными темпами и скоростями обмена существенно изменяет положение вещей.

Замечательно, что именно потому, что стремились представлять себе ткани и органы как механизмы со всегда одинаковыми модусами работы,

оказывались логически принужденными полагать, что неутомимых тканей и органов нет и быть не может. Ткани и органы насколько работают, настолько и пóртятся. Все, что работает, истощается и портится. При этом истощение, утомление, угнетение и всяческие виды порчи органов брались в одну и ту же группу неизбежных последствий всякой, хотя бы мгновенной работы. Когда найдены были в свое время экспериментальные данные о неутомляемости нерва или мышц в условиях тонической иннервации, всякий раз это вызывало априорные споры, что ничего подобного быть не может и допустить нельзя, ибо работа непременно должна истощать, засорять, задушать работника. Так спорил в свое время, например, известный П. Ф. Лесгафт с Н. Е. Введенским по поводу неутомляемости нерва.

В 1927 г. я выпустил свои лекции об утомлении, которые посвящены критике существующих теорий утомления, построенных на такой обязательной самопорче действующих приборов по типу истощения, засорения, задушения. Перебирая эти теории, я указывал тогда, что все эти теории предвзяты и односторонни. Взяв какой-нибудь один фактор, они пробуют объяснить им все. А кроме этого общего дефекта нельзя было с точностью указать, какие же именно вещества истощаются или засоряют и как работа ведет к задушению.

Что нового с 1927 г. у нас тут накопилось? Накопилось очень много нового. Мы узнали очень наглядно, что не что иное, как креатинфосфат, истощается в мышце по мере ее работы. Но мы узнали также, что, истощаясь, он тотчас и возобновляется за счет энергии, получающейся от расщепления аденилфосфата. В свою очередь аденилфосфат истощается, но лишь в том случае, если нет под боком углеводного обмена, обеспечивающего ему энергию для ресинтезов. Мы узнали, что именно истощается, но узнали также и условия, при которых рабочий метаболизм обеспечен от истощения. Открылось, что одно и то же небольшое количество креатинфосфата, разрушаясь и возобновляясь за счет энергии соседей, способно обеспечивать текущую работу необыкновенно долго без истощения и без утомления.

Стало быть, мы теперь знаем, что истощения возможны и есть, но вместе с тем есть и условия, при которых они не дают себя знать, а ткани чрезвычайно надолго обеспечены для бесперебойной работы. Их обеспечивают те сложные химические циклы реакций фосфатного и углеводного обмена, которые действуют бесперебойно, пока сохранена интимная структура протоплазмы, организующая цепи химических превращений.

За это время мы узнали ряд новых метаболитов, отделяемых тканями при возбуждении. Мы узнали, что аммиак выделяется мышцей и даже нервом, для которого мы считали аммиак безусловным ядом.

Как будто и здесь база для теории засорения тканей и вследствие работы укрепляется. Но рядом с этим мы знаем и тот факт, что нерв практически неутомим; рефлексы Магнуса, рефлексы Гофмана тоже не

утомляются; и мы знаем, что и тогда, когда заведомо накопляются метаболиты, могущие быть для организма вредными, ткань работает великолепно. Иными словами, и здесь дело идет об условиях, при которых метаболиты начинают быть вредными.

Ведь и такие деятели, как адреналин или тироксин, в значительных количествах появляясь в ткани, становятся ядами, и мы начинаем видеть, что всякий сильнодействующий агент ставит ткань перед критическим моментом: или он стимулирует ее к работе, используется на текущий обмен вещества, катализирует и возбуждает, или, не будучи вовремя использован, он сдвигает ткани на путь патологии. Критический вопрос перед тканью встает всякий раз, когда она сталкивается с сильно действующим агентом. И от ее реактивности зависит при этом, получится ли подъем или порча. Характерно, что современные физиологи уже не пробуют строить теории утомления или засорения аммиаком и вновь открываемыми метаболитами, ибо они искушены прежним опытом и знают, что объявлять то или иное вещество специально утомляющим и засоряющим веществом — неправильно.

С того момента, когда физиологи так резко изменили курс в отношении процессов окисления и перестали видеть в них основной ресурс для поставки рабочей энергии в тканях, теория утомления как задушения стала все больше и больше терять свой престиж. Очень замечательно указание Симонсона отчасти на основании данных Хилла: чрезмерное обеспечение ткани кислородом усиливает в ткани накопление метаболитов и кислородный долг и в то же время очень увеличивает работоспособность. Какая неожиданность, какой выразительный клубок возражения со стороны сложной и многообразной природы нашим упрощениям вроде теории утомления как задушения!

Пастер-мейергофский цикл, который теперь мы должны были бы назвать циклом Пастера—Мейергофа—Лундсгаарда, является своего рода прототипом тех химических циклов, которые, будучи организованы во времени структурой клетки, способны поддерживать экономное использование веществ клеткой неопределенно долго, лишь бы были обеспечены скорости отдельных срочных компонентов в цикле реакций. В различных тканях подобные циклы различны по содержанию компонентов и по организации во времени, но они есть везде, где клетка способна возобновлять свой метаболизм.

Традиция идей, идущая от Гофмейстера к Эмбдену, к Варбургу и Михаэлису, разъясняет нам, что такая организованная во времени и экономная работа в сопряженных циклах реакции предполагает непременно определенные структуры, которые обеспечивали бы последовательность и экономическое течение звеньев так, чтобы в общем получился слаженный, сыгранный во времени клубок актов, в котором замедление или ускорение каждого отдельного звена тотчас ставит весь клубок реакций перед кризисом: выдержит ли он это состояние, или в нем начнется надрыв с побочными выходами? Будет ли перед нами беспорядочная

смесь реакций или будет упорядоченный цикл — это определяется структурой совершенно так же, как в гальванической клетке: одни и те же вещества, участвующие в ней, будучи в спокойной смеси, дали бы только некоторое отепление вокруг себя, тогда как те же вещества, будучи распределены определенным образом, предрешают течение последовательной и одновременной работы так, что получается громадный полезный эффект.

Мы имеем право сказать, что срочность, слаженность во времени отдельных звеньев в химическом метаболизме опираются на правильно организованную структуру. Дифференцированная структура является основой для того, чтобы метаболизм мог в самом деле продолжаться так неутомимо, как мы это подчас видим. И вместе с тем ясно, что уже деликатные изменения в структурах протоплазмы, в белках, поддерживающих структуры, должны вести к существенным изменениям в метаболизме. Нельзя не согласиться, что подлинное утомление, как дефект ткани, должно быть связано в особенности с изменением структур и белков (Симонсон).

Говоря вообще, организованный метаболизм зависит от того, поспевает ли в срок отдельный компонент в цепи звеньев, для того чтобы передать свои продукты следующему звену, дабы это следующее звено своевременно заработало. Срочность, слаженность во времени играют здесь главенствующую роль. В тех случаях, когда дело идет о многих и разнообразных тканевых элементах с разными скоростями и разными типами химической циклики, критическим и острым образом встает вопрос: поспеет ли вовремя поставка законченных продуктов предыдущей реакции, чтобы началась следующая, или же произойдет какое-нибудь замедление? Если произойдет замедление в передаче предыдущей реакцией продуктов, которые стимулировали бы и служили бы гормонами для последующих реакций, или, напротив, последующая реакция не успеет вовремя использовать продукты предыдущей, — в обоих случаях будут перебои во времени с разнообразными конкретными последствиями: падением работоспособности, аутоинтоксикацией и пр.

Итак, *интервал* — то понятие, которое когда-то наш учитель Н. Е. Введенский ставил в основу физиологического анализа явлений, — и здесь играет первостепенную роль. Прежде всего, конечно, *интервал во времени.* Но здесь мы имеем более сложное понятие, чем простой отрезок времени. Дело идет о всей совокупности событий и изменений, которые успевают совершиться в данном типе ткани за данный отрезок времени. «Интервал» — очень продуктивное, конкретное и богатое понятие, играющее такую большую роль в новой физике; оно чрезвычайно охолащивается, когда его приводят к понятию простого отрезка времени, как в свое время кембриджская школа поступила в отношении интервала Введенского.

В 1928 г. на III Всесоюзном съезде физиологов я впервые выступил по вопросу *об усвоении ритма*, о том, что ткани в известных условиях

работы способны втянуться в новый ритм, в новые, более высокие темпы работы, ибо на них падают более высокие ритмы стимулов. Доклад мой был встречен благосклонно, но он не вызвал такого оживленного внимания, какого я ожидал. Теперь я испытываю удовлетворение, видя, что у нас накапливается все больше и больше фактов, подтверждающих, что это так, что усвоение ритма в самом деле есть. На следующий год после моего доклада, в 1930 г., А. Н. Магницкий открыл, что хронаксия сокращается при том типе активности, который лежит в основе парабиотического состояния в определенный момент его развития. С 1930 по 1932 г. накопились материалы у Н. В. Голикова и В. Л. Меркулова о том, что хронаксия может сокращаться под влиянием парабиоза и работы, и, следовательно, лабильность при тех же условиях повышается. В работе Боумана (1930) находим, что под влиянием тетанизации как таковой может сокращаться хронаксия. В высшей степени ценны для нас работы Макарова, затем Латманизовой и Шамариной. Поскольку хронаксия изменяется в известных пределах так же, как и лабильность, эти факты касательно хронаксии дают право полагать, что и лабильность может повышаться под влиянием работы.

Это — одна из наших тем, над которой мы работаем и над которой нужно продолжать упорно работать. Прежде всего надлежит в широких пределах проследить, насколько параллельно сдвигаются во времени величины хронаксии, рефрактерной фазы, продолжительности отдельного возбуждения, скорости проведения и лабильности. Это величины, между собою органически связанные, ибо они исходят из одного и того же источника. Но эта увязка по происхождению никак не ручается, что величины эти будут и изменяться всегда параллельно. Мы уже имеем поучительные факты, что они могут расходиться своими показаниями. Природа всегда богата неожиданностями; она нас учит именно неожиданностями, и неожиданности обогащают нас знаниями гораздо больше, чем то, что идет по нашим предвидениям.

Сокращение хронаксии и увеличение лабильности в ткани под влиянием работы говорят о том, что интервалы, в течение которых подготовляется и складывается возбуждение, с одной стороны, и успевает закончиться возбуждение — с другой, не неподвижны. И, что еще важнее, рабочие интервалы ткани под влиянием работы сдвигаются отнюдь не только в неблагоприятную сторону во времени, но при известных условиях и в сторону поднятия жизнедеятельности и ускорения темпов работы.

Следующий вопрос. Если скорость складывания и завершения возбуждения в ткани сама по себе имеет значение интервала, предопределяющего текущую дееспособность ткани, то можно ли видеть в них факторы самостоятельные и независимые, например, от дыхательно-окислительных ассимиляционных ресинтезов в ткани? Работа М. П. Березиной и Е. А. Гусевой показала нам, что задушенный нерв может возобновить работу проведения до нормы совершенно независимо от дачи кислорода, в строжайших бескислородных условиях, когда заведомо все следы сво-

бодного кислорода удалены. Проведение в задушенном нерве возобновляется под влиянием стрихнина, адреналина и солей. Если без кислорода и без окислений в собственном смысле слова мы можем увеличить лабильность гуморальными факторами, то, очевидно, рефрактерная фаза не имеет отношения к окислительной ассимиляции, а коэффициент лабильности приобретает вполне самостоятельное значение.

Дальнейший вопрос поднимается естественно: если под влиянием текущего роста импульсов ткань может быть вовлечена в новый ритм работы, то не приходится ли здесь говорить об установках лабильности для одной и той же ткани, быть может для одного и того же тканевого субстрата? Может быть, для одного и того же субстрата надо говорить о нескольких установках? Под влиянием текущих условий, и в частности под влиянием применявшейся работы данной ткани, не может ли удерживаться усвоенная установка более или менее продолжительное время? Попробуем сделать маленькое предсказание: что надо ожидать, если ткань установится в самом деле на определенный ритм, который станет для нее оптимальным в ее данном состоянии? Надо ожидать, что в новом состоянии и при новом оптимуме некоторые ритмы, которые до сих пор ткань воспроизводила полностью, станут теперь для нее временно тормозящими. Вся логика говорит за это. Это подтверждает частью законченная, частью еще продолжающаяся работа Горшкова и Гусевой. Перед нами удивительный факт, отмеченный лондонским физиологом Бриско: в нервно-мышечной периферии, под влиянием очень слабых и редких раздражений, ткани устанавливаются на более или менее продолжительное время на особый характер работы, напоминающей позный тонус, причем чуть мы участим или усилим импульсы, которые в других условиях данный нервно-мышечный аппарат великолепно воспроизводил и которые он вслед за этим не замедлит опять воспроизводить, — теперь на фоне тонической установки он под их влиянием тормозится. При установке на поддержание полного тонуса нервно-мышечная периферия тормозится тетаническими импульсами. Однако не будем обрывать раздражения, даже усилим раздражающие импульсы! Можно было бы ожидать, что торможение при этом только углубится. В действительности оказывается, что через некоторое время препарат успевает установиться на новую лабильность, при которой существует свой оптимум частоты, при которой будут развиваться уже не тонические слитные реакции, а тетанические.

Перед нами установка лабильности. Для тех, кто вспоминает, как складывается и образуется доминантный процесс, такие установки играют первенствующую роль. Установка определенной центральной группы на определенный ритм работы — это и есть событие, которое предрешит нам в данных условиях резонирование на внешние стимулы преимущественно этой группы; а раз она зарезонирует, она и определит дальнейшую работу целого на данный период.

Перейдем к новейшему представлению о том, что такое физиологический процесс возбуждения. В противность недавнему убеждению, что

процесс возбуждения в нерве и в мышце является мимолетным во времени событием, которое возникает ненадолго, для того чтобы проскочить и исчезнуть, сейчас мы знаем, что помимо тока действия в процессе возбуждения участвует еще как обязательный его ингредиент — даже и тогда, когда возбуждение представляет собою одиночный импульс, — какое-то длительное состояние, выражающееся электрическими дополнительными потенциалами и метаболическими реакциями, сказывающимися в теплоотдаче и в газообмене. Таким образом, одиночный нервный импульс растянулся на значительно больший интервал во времени и обогатился значительным содержанием. Одиночный нервный импульс рисуется нам теперь как комета, в которой ток действия играет роль головы, за которой следует относительно очень длинный хвост, на который падает и метаболический процесс восстановления, и электрический вторичный потенциал, и те вторичные, декрементные токи, которые когда-то Введенский предполагал в затяжных следовых явлениях вслед за каждой одиночной волной. Эти затяжные последствия одиночных волн, не столько наблюдавшиеся, сколько предполагавшиеся Введенским, и были положены им в край угла при построении представления о парабиозе. Как мы сейчас должны смотреть на складывание отдельных возбуждений во времени? Очень легко было говорить о суммировании, о накладывании, о суперпозировании, пока дело шло только о последовательности мгновенных толчков, этих головок комет. Спрашивается, что делать с хвостами при этой суперпозиции, когда они так длинны! Простите за несколько упрощенный подход, когда я скажу, что хвосты этих последовательных импульсов должны неизбежно сплетаться в некоторую стационарную активность, которая должна выражаться и в реакциях метаболизма и в образовании дополнительных потенциалов. Мне представляется, что именно это-то обстоятельство, что хвосты отдельных приступов возбуждения неизбежно должны сплетаться во времени, тогда как головки остаются дискретными, и дает основание к тому, что тетанус складывается в единый деятельный ансамбль. В тетанусе мы имеем не просто механическое суперпозирование и складывание, но новый процесс, закономерно текущий во времени по своим особым законам. Поскольку тетанус представляет собой целостный рабочий процесс во времени, он является совокупностью, охваченной определенными законами развития во времени. Ансамбль есть множество, охваченное одними и теми же законами во всех частях; множество и, вместе, целое. Тетанус — не простой продукт суперпозирования, не случайное складывание однообразных единиц. Работа из лаборатории Хилла, проведенная в 1929 г. Джерардом, Хиллом и Цоттерманом, показала замечательный факт, что в нерве при его тетанизировании лишь в первый момент очень быстро нарастает теплообразование до значительной высоты, в следующий момент дальнейшее теплообразование идет медленнее и медленнее при тех частотах, которые заведомо воспроизводятся нервом и заведомо развивают тетанус в мускулатуре. Значит, тетанический ансамбль в нерве, дорого стоящий нерву в первый

момент, в следующий момент становится все дешевле и дешевле, каждый отдельный импульс, в него входящий, оказывается тем дешевле, чем далее оставлен от начала тетануса. Для мышцы аналогичную зависимость установил Гейденгайн еще в 1864 г.

Мне пришлось быть на одном научном докладе, где говорилось по поводу указанного открытия, что вот, наконец, доказано, что нерв утомляется. Вот как предубеждение, заранее теоретически вложенное в наблюдение, заставляет неожиданно толковать очевидность наоборот! В то время как нервно-мышечный прибор начинает заведомо все экономнее работать, развивая тетанус, мы заговариваем об утомлении прибора потому, что он менее тратится на тепловую утечку! Смысл описанного наблюдения толкуется правильно английскими учеными, когда они заключают, что нервно-мышечный аппарат адаптируется к работе в работе. Каждый последующий момент работы, входящей в тетанус, становится для данной ткани все дешевле и дешевле. Это и есть первый этап усвоения заданного ритма. Мы говорим «первый этап» потому, что здесь мы не пробуем еще переходить к более частым и более высоким ритмам!

Мне приходилось слышать от крупных биологов упреки, что мы, физиологи, без достаточных оснований переносим на работу клеток понятия, выработанные на нервно-мышечной системе, — возбуждение, торможение и др. Можно ли говорить о них, когда мы наблюдаем не проводящую систему, а на месте регулирующуюся деятельность, например деление клеток? Если стоять на старой точке зрения, что процесс возбуждения в основе и по существу есть ток действия, пожалуй, и не найдешься, что ответить на такой упрек! Другое дело, когда вспомнишь, что по-настоящему натуральное возбуждение и у нас всегда дается в слитных и цельных рабочих ансамблях и что отдельный ток действия есть, в сущности говоря, почти что артефакт лаборатории, который у нас в организме почти никогда в одиночку не получает применений и действует не иначе, как участник ансамблей, со всеми энергетическими последствиями, о которых говорят факты Хилла с сотрудниками, — тогда мы скажем, что и тетанус есть такой же рабочий ансамбль возбуждения на своем месте, как кариокинез есть сложный ансамбль возбуждения на своем. И этому ни в каком случае не мешает тот факт, что во время кариокинеза прекращается прочая активность в клетке. Когда тот или иной рабочий акт занимает собой физиологический субстрат, то тем самым он снимает с очереди другие работы данной клетки.

Ансамбль работы, о котором я здесь говорю, ближайшим образом отвечает понятию интервала во времени и пространстве, о котором я говорил ранее. Это — более или менее законченная срочная реакция или совокупность реакций со всем временем, требующимся для их завершения. Мы можем говорить о микроинтервале, которым так блестяще занимается школа Н. А. Бернштейна, можем говорить о макроинтервале, соответственно ансамблю большей или меньшей содержательности и практического значения для физиологического анализа. Они в свою очередь —

участники еще более сложного ансамбля. Завершенный акт деления клетки, образование секрета в железистой клетке, родовая схватка, та или иная рабочая установка нервных центров — вот что может быть содержанием интервала. И, с другой стороны, такие относительно очень краткие интервалы, как ток действия, время редокспотенциала, время работы глутатиона или флавина, также приходится практически принимать в расчет при анализе рабочих ансамблей. Для понимания того, как могут складываться гармонически слаженные акты из гетерохронных по интервалу отдельных компонентов, особенно важно. что физиологические интервалы могут укорачиваться на ходу работы, как это мы видели при усвоении ритма.

Следует вкратце остановиться на так называемом интервале суммации в подготовке акта возбуждения. Бельгийский физиолог Бремер обратил внимание на то, что во время скрытой суммации дают себя знать состояния активности в нервных центрах различной длительности. Автор полагает, что это зависит от того, что в работе принимают участие нервные посредники проведения с различными параметрами времени. В дискуссии по этому поводу в 1933 г. Лапик связывает эти факты Бремера с явлениями сокращения хронаксий, которые отмечены были ранее под именем «субординации хронаксий». При этом для нас очень замечательно следующее: пытаясь объяснить, как могло бы произойти сокращение хронаксий под действием последовательных импульсов, Лапик ссылается на то, что здесь дело должно зависеть *от многоконтактных синапсов*, которые должны иметь место повсюду, где есть ганглиозные клетки с очень ветвящимися дендритами и нейроаксоны с очень сложными окончаниями. В этих случаях, которые должны иметь место, например, в клетках Пуркинье мозжечка, дело идет уже не о проведении одиночного импульса с нейроаксона в ганглий, а о множественном, очень частом ряде стимулов на клетку по поводу одиночной волны возбуждения в нейроаксоне. Вот такой очень частый пучок импульсов на ганглиозную клетку может создавать в последней новую установку общего состояния, предопределяющую сокращения хронаксий. Ссылаясь на Монье и Жаспера, Лапик считает, что состояние, делающее клетку способной к более краткой хронаксии, надо сближать с состоянием анэлектротона, который сопряжен с трофическим подъемом в клетке. Для меня лично важно, что из других соображений в статье 1929 г. я предполагал на местах поднятия лабильности и учащения ритма именно состояние анэлектротона. А кроме того, очень интересно отметить, что почти такой же многоконтактный синапс предполагался Н. Е. Введенским в 1901 г., ровно за 32 года до Лапика, для объяснения торможений с вагуса на клетки ремаковского узла. Теоретически учащенный ряд импульсов на нервную клетку может вести и к торможению в одних условиях, и к подъему лабильности — в других.

Следующая проблема продолжает стоять перед нами: тщательнейшее разграничение возбуждения, торможения и утомления и выявление переходных форм между ними для отдельных конкретных систем. Поскольку

в переходах от возбуждения к торможению играет роль сдвигание лабильности, а равно и утомление характеризуется прогрессивным затягиванием токов действия и других интервалов, постольку названная проблема есть проблема о степени слаженности активных процессов по доминирующему ансамблю во времени.

Названную проблему можно сформулировать так: «ход изменения хронаксий и лабильностей при формировании слаженного ансамбля на ходу развития последнего».

Мы можем сказать теперь, что если бы не было задано в организме гетерохронизма и дисгармонии, не поднималось бы и речи о гармонировании, о настраивании, об упорядочивании, об усвоении ритма. Можно понимать дело так, что именно потому, что в одном и том же одиночном нервном импульсе интервал сдвига ионов на структурах, лежащий в основе тока действия, далеко не изохронен с метаболической волной, частый ряд импульсов, вызывая учащенный ряд токов действия, значительно стимулирует совокупную метаболическую волну, а эта последняя тем полнее восстановляет поляризационную структуру нерва, делая ее более поляризуемой, способной к более кратким интервалам возбуждения. Так подготовляется и формируется усвоение ритма, более высокая готовность к срочному выполнению работы. Если верно, что именно разница во время протекания тока действия и восстановительного периода образует увязку тетануса в ансамбле, то очевидно, что если бы не было разноинтервальности в работе различных частей организма, не было бы и самого ансамбля.

Очень интересны в этом отношении данные проф. Д. Е. Альперна, подчеркивающего наличие дисгармоний и асимметрий в организме, от которых приходится отправляться последнему, прежде чем ему удастся осуществить гармоническую деятельность.

И для нас приобретает новый смысл старое, несколько темное положение И. М. Сеченова, когда он писал, что «самый общий характер нормальной деятельности головного мозга (поскольку она выражается движением) есть несоответствие между возбуждением и вызванным им действием». Несоответствие, несимметричность есть норма? Несимметричность между импульсом и его эффектом есть, пожалуй, в самом деле «общее место» физиологической деятельности, поскольку она служит вновь и вновь побудителем для последней!

Само собой разумеется, нельзя представить себе организм, занятый всего лишь одной монотонной изохронией. Дело идет лишь о большем или меньшем настраивании на согласованные ансамбли или, напротив, о преобладании дисгармонии. В процессе настраивания на более высокие уровни лабильности высоковольтный ток действия несет на себе весьма важную роль в непосредственной связи с текущей лабильностью ткани; а на восстановительной волне — другая столь же существенная роль в подготовке субстрата к последующей, более высокой активности. Когда дело идет об аппаратах, в особенности благоприятных для настраивания

на месте на требующиеся для текущей работы уровни лабильности, такими аппаратами должны быть прежде всего взаимодействующие циклические пары: периферия ⇄ центр. Это — проблема, поднятая нашей советской физиологией сначала для сообщения: продолговатый мозг—вагус—сердце (А. И. Смирнов с сотрудниками), а затем для сообщения центры мозгового ствола—периферические эффекторы (П. К. Анохин с сотрудниками; Н. П. Резвяков, Н. А. Шошина, Д. Г. Квасов). С приборов высшей рецепции мы имеем, через центры головного мозга, управление лабильностью и скоростями реакций в целом организме, физиологическое управление поведением в целом. Что при этом играет чрезвычайную роль вегетативная регуляция лабильностей на местах, т. е. на действующей периферии, как и в центрах, это стало несомненным после работ школы Л. А. Орбели. Опытами А. В. Тонких показано, что симпатическая система при раздражении в субталамической области может вызывать торможение спинномозговых рефлексов задних конечностей. Опытами Э. Ш. Айрапетьянца и В. Л. Балакшиной показано, что это торможение может возникать по поводу центральных установок, как медуллярных, так и кортикальных. Это чисто координационное торможение, сопряженное с намечающимися векторами рефлекторного поведения.

Торможение с вегетативной системы, как, по-видимому, и гуморальное торможение, связано с изменениями лабильности на местах. Для только что упомянутого случая торможения по А. В. Тонких об этом приходится заключать из определений Орбели и Лапика. Для случая торможения сердца с вагуса это видно из того, что специальные факторы, снижающие лабильность в ткани, например кусочек льда, наложенный на ремаковский узел во время вагусного торможения, быстро прекращают вагусное торможение (В. Б. Болдырев). Известно, что адреналин в ничтожных дозах вполне сглаживает мышечное утомление. Аналогичному действию вегетативной нервной системы следует, вероятно, приписать известный у нас прием быстрого снятия чувства утомления после тяжелого труда — горячая баня. Кеннон достаточно убедительно показал, что эмоции стенического характера связаны с адреналиновой инкрецией, а мы знаем, как быстро снимает чувство утомления внезапная радость, встреча с друзьями, захватывающий интерес к работе и т. д. И напротив, нас заставляет вспомнить прежнее и, казалось бы, прошедшее утомление какая-нибудь неприятная обстановка, например несвоевременное и не отвечающее сроку начало заседания, скука на заседании, неприятная встреча и т. п. Забытое было утомление при этом тотчас возобновляется и может довести до чувства разбитости. В состоянии утомления мы теряем способность приспособления к неожиданным и новым обстановкам.

В чем же существенные особенности и различия процессов возбуждения, торможения и утомления? Конкретные различия в выраженных и крайних случаях таковы, что мы не можем смешать эти три состояния. Подробно говорить об этом здесь нельзя. Достаточно вспомнить, что

с утомлением начинает страдать в особенности торможение! Торможение требует для себя более сложных и более точно определенных условий для срочного своего осуществления. Это — процесс более дорого и более поздно вырабатывающийся, чем простой разряд возбуждения. И он разрушается при нервных дефектах, при сенильных сдвигах, при крайних потрясениях и т. п. Процесс возбуждения оформляется и направляется торможением. Сам по себе он есть слепое ширение, дикий камень, ожидающий скульптора.

Если в своих крайних конкретных выражениях эти три процесса не могут смешиваться, то на переходных формах всегда есть место сомнениям, в какую категорию отнести событие. Куда отнести, например, явления адаптации, закон Вебера—Фехнера, затухание событий по показательной кривой? С нашей точки зрения, адаптации, например температурные адаптации нерва по Тёрнеру, теснейшим образом увязаны с парабиотическим торможением. Покойный Н. Е. Введенский намеками давал понять, что в Вебере—Фехнере он видит торможение именно парабиотического типа. Всякий тормозящий блок в центральной нервной системе можно рассматривать как адаптацию защитного значения. Адаптации рецептивных окончаний сенсорных нервов обнаруживают в опытах Эдриана и Бронка типичные черты функционального затухания по Веберу—Фехнеру и в то же время типичные признаки функционального сокращения рефрактерных фаз, усвоения ритма. Тут сродство с парабиозом очень выпукло. Говоря вообще, адаптацию приходится расценивать как физиологическую реакцию условного «приведения к нулю» имеющегося уровня активности в системе ради того, чтобы стал возможен новый уровень для дифференциального отсчета сенсорных влияний или движений. Адаптация температурной рецепции при эпикритической чувствительности Хеда служит примером первого. Адаптация мускулатуры сочленения к наличному его положению, по Ваххольдеру, служит примером второго. Во всех случаях адаптации нетрудно различать физиологическое приспособление в виде установки деятельности на новый уровень отсчета. Это — временное исключение монотонно-однообразных реакций, которые утрачивают биологический интерес для организма ради сосредоточения на вновь приходящих, биологически важных показаниях среды или центров.

Во всех случаях приведения текущей реакции к нулевому уровню очень легко и удобно говорить, что это — «утомление»: «Фатер-Пачиниево тельце устало», «нервное волоконце утомилось»! Это звучит так же, как в известном примере, когда мальчик, наблюдая, как дрожит сорванный альпийский цветок, через мгновение находит этому и объяснение: «он немножко озяб»! Это мило, но ничего общего не имеет с научным объяснением. Сейчас мы начинаем уже разбираться во многих примерах адаптаций, убеждаясь, что это — тормозная реакция, установка лабильности, очень важная в координации и экономике организма.

Поскольку лаборатория Эдриана устанавливает в окончании сенсорного нерва развитие длительного потенциала во времени, это наводит на мысль о длительной форме возбуждения в окончании, развивающегося в нем постепенно, пока не заполнит собой его полную емкость, причем именно в этот последний момент дальнейшая стимуляция сенсорного окончания перестает рождать новые центростремительные импульсы. Как видите, — это довольно типичный Вебер—Фехнер и в то же время типичный парабиоз.

Я позволю себе, оставаясь предельно кратким, высказать все-таки наиболее существенные черты, которыми различаются торможение и утомление с точки зрения нашей школы. Торможение есть срочная задержка возбуждения. Это значит, что уже есть налицо та активность и возбуждение, которые приходится срочно затормозить, равно как лишь новой срочной активностью и срочными импульсами удается достичь тормозящего эффекта в срок. Иными словами, торможение есть непременно результат встречи тормозимого и тормозящего возбуждений, т. е. непременно предполагает их наличие в том субстрате, где процесс торможения складывается из их взаимодействия.

Другое дело — утомление. Когда эффект иссякает сам собой и не оказывает упорства, ему не приходится противопоставлять нарочитого тормозителя. *Иссякание* работы, совершающееся само собой по принципу декремента, не может быть смешиваемо с нарочитым *сдерживанием* работы на требующемся уровне в заданный срок!

И конкретно, и качественно явления возбуждения и торможения разделены между собой рубежом, пожалуй, еще более отчетливым и выразительным, чем явления возбуждения и утомления. Перед нами тройка: *возбуждение, торможение* и *утомление*. Мы видели, как переходы между ними зависят от количественного фактора: от *интервала*. Мы имеем превосходный пример того, как качество преобразовывается в зависимости от количественных переходов. Количество переходит в качество. От каких же количественных переходов зависит начало состояния утомления? Утомление развивается *по мере затягивания интервала*. По мере затягивания интервала, требующегося для завершения рабочей реакции, ткань поставлена перед все бóльшим и бóльшим затруднением, как включиться в изменившийся темп стимулов и как выполнить те требования, которые ей предъявляются со стороны нервных центров и других частей действующего организма. Если в этот момент вводится дополнительный фактор, который может поднять лабильность, например возникнет адреналинный эффект, подходящая срочная эмоция, бодрящее слово, лабильность утомленных приборов поднимается, возвращается слаженность работы во времени, усталость проходит, подчас изумительно для того, кто ее носит в себе. В таких случаях не значит, конечно, что утомление в самом деле изгладилось полностью. Следы его могут сказаться через несколько дней и месяцев. Вернуть себе очень быстро возможность возобновить полностью прежнюю физи-

ческую работу — не значит вернуть и прежнюю изобретательность в усвоении новых форм работы. Более деликатные тесты обнаружат следы утомления там, где оно наблюдается совершенно исчезнувшим для менее требовательного наблюдения и для самочувствия.

Будучи следствием упадка лабильности и затягивания рабочих интервалов, утомление само есть состояние длительное и кумулирующееся, не легко изглаживающее свои более глубокие следы. Сложившись однажды и, по-видимому, довольно легко уступая благоприятному влиянию эмоций и вегетативных импульсов, оно столь же легко возобновляется уже по ничтожным поводам. Особенно трудно преодолимы для утомленного нарушения привычных темпов неоправдывающиеся ожидания. Можно сказать, что более всего утомляет неслаженность, негармоничность работы и рабочей обстановки, и именно налаживание ритма в центральной нервной системе в особенности не под силу утомленному.

И тем замечательнее, что именно известные степени утомления могут служить фоном и условием для высокопроизводительной работы там, где эта работа до этого была гармонична и хорошо налажена.

Среди громадного разнообразия конкретных форм утомления для разных физиологических систем и разных рабочих установок можно с достаточной определенностью различить утомление без нарушения рабочей гармонии в организме и утомление, связанное с заведомо наступившими дисгармониями. Представим себе, что интервалы во всех действующих тканях и приборах организма затягиваются в одинаковой пропорции. Тогда взаимоотношения между деятельными тканями и органами остаются прежними и сыгранность, достигнутая в прежней работе, оказывается ненарушенной: привычная работа исполняется тогда утомленным организмом достаточно хорошо. Почти всякий из нас знает, что по привычке мы можем хорошо исполнять до этого намеченную работу, даже лежа, в очень утомленном состоянии.

Может казаться настоящим парадоксом та действительность, которая была и есть, хотя мы и часто ее забываем: большие творческие вещи бывали добыты большими людьми на фоне утомления, когда после рабочего дня, погрузившись ночью в самоанализ, люди улавливали те закономерности, которые не могли быть замечены в сутолоке дня. Когда с вечерней порой охлаждаются впечатления дня, человек впервые начинает улавливать те связи и смысл пережитого, которые до сих пор терялись в пестроте мимолетных встреч и мелочных забот. Некоторые степени утомления содействуют более постоянной установке и дисциплине внимания, которое делается оттого более зорким. Всегда с вдохновением вспоминается образ великого Риманна последних лет его деятельности. Он торопился доделать намеченные работы, закончить неразрешенные вопросы и, зная, что сил в его распоряжении осталось немного, сосредоточивал их остатки на деле. Какой-нибудь тонкий гигиенист, пожалуй, улыбнется или вознегодует, услыхав, как в это время работал геттингенский ученый, уставив ноги в холодную воду, согревая

подушкою голову и спеша записать очередной ход мысли. Но тут нет, конечно, места ни для улыбки, ни для советов, как было бы целесообразнее для Риманна расположить свою работу! История судит по плодам. И, судя по плодам, приходится признать, что образцы наиболее дальнозоркого, а вместе исключительно гармоничного математического творчества смогли рождаться громадным трудом на фоне утомления.

Утомленное мышление имеет дело с более или менее значительным замедлением в движении образов памяти. Все с бо́льшим трудом удается ему привлечение прежних опытов к текущему заданию. Оттого ему дается с трудом в особенности лепка и чеканка мысли, ее последняя формулировка. Но именно этот труд и усиленное напряжение внимания, которые приходится нарочито привлекать утомленному, могут образовать особенно строгий фильтр для результатов, их особую дальнозоркость.

Если здесь перед нами пример того, что мы назвали перед этим гармоническим утомлением, нам нет здесь ни нужды, ни возможности приводить примеры всем известных дисгармоний, диссоциаций и расстройств, которые приходят вследствие утомления. В конце концов в основу резких качественных скачков, которыми разделяются для наблюдателя конкретные выражения возбуждения, торможения и утомления, закладываются количественные изменения — растяжки или, наоборот, укорочения — физиологического интервала. Сводятся ли эти количественные изменения только на затяжки и укорочения во времени, или придется говорить еще о вариациях формы амплитуды? С точки зрения учения о резонансных явлениях между центрами и периферией (П. Вейсс) конфигурация интервала должна, говоря вообще, играть громадную роль для взаимоотношений между станциями отправления и назначения. Явления более диффузного и менее избирательного распространения возбуждений в утомленной нервной системе (Мак-Доуголл) говорят как будто о том, что с углублением утомления интервалы не только затягиваются, но начинают утрачивать также спецификацию амплитуды. Но об этом мы можем пока лишь догадываться.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ И АКТ ТОРМОЖЕНИЯ[1]

1. Очень жаль, что наш учитель Н. Е. Введенский не дожил до дней I Международного конгресса физиологов в СССР, и не ему приходится выразить перед участниками конгресса живую радость по поводу того, что некоторые самые заветные мысли и предвидения, которыми он жил, начинают сбываться: догадки приобретают реальность по мере нынешнего усовершенствования экспериментальной техники. Нельзя не обра-

[1] Доклад на пленарном заседании XV Междунар. конгр. физиологов (Москва, 1935). — Физиол. журн. СССР, 1936, т. 21, вып. 5—6, с. 1068; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 84—87. — *Прим. сост.*

тить внимания на поучительные сближения с его предвидениями, которые возникают в последние годы то там, то здесь по поводу совсем других экспериментальных исканий и при совершенно другом техническом вооружении. Истина, если она истина, рано или поздно дает себя знать.

2. В то время как глаз при анализе гальванограммы будет отправляться по преимуществу от более простых единиц, от наблюдения отдельных токов действия, ухо, этот великий специалист по анализу ритмов и гармоний, будет, естественно, улавливать и сравнивать в особенности групповые ансамбли импульсов. Телефон сразу позволял судить достаточно точно по непосредственному акустическому впечатлению о степени адекватного воспроизведения целых групповых ансамблей токов действия через нервные пути, помимо специального вопроса об условиях проведения отдельных импульсов. Чтобы судить о том же по оптической картине в гальванограмме, потребовалось бы вводить в дело гармонический анализ последней или изучать ее как апериодический тригонометрический ряд.

3. Сравнивая, как перерабатывается телефоническая характеристика группы импульсов по мере ее проведения по проводящей системе, Н. Е. Введенский пришел к очень простой, но и смелой для своего времени мысли, что «изохронность» и «изопериодичность» токов действия в различных участках проводящей цепи в данный момент времени являются не только выражением, но и условием нервного проведения без трансформации и торможения. Участок, более медленно развивающий в себе процесс возбуждения, будет тем самым трансформировать и весь проводимый ряд импульсов, оставляя из него лишь те колебания, которые доступны воспроизведению в наиболее медленном посреднике.

4. Сравнительные наблюдения того, как фактически изменяется заданная телефонограмма по мере ее проведения через участки с различной скоростью завершения возбуждения в них, привели затем Н. Е. Введенского к выводу, что эта местная скорость развития и завершения процесса возбуждения не есть величина вполне постоянная, она более или менее изменяется под влиянием самих текущих нервных импульсов. Это затрудняет теорию, но отвечает реальности.

5. Степерь изохронности периодов и ритмов возбуждения в последовательных звеньях проводящей цепи физиологических приборов является признаком, определяющим, получится ли в результате положительная стимуляция или торможение эффектора. Это — основная теорема, руководимая исходными исследованиями нашего учителя Н. Е. Введенского и сложившаяся для него в законченной форме в 1892 г. То, что делалось у него до этого, есть или преддверие, или развитие этой мысли. Это основное положение нашей школы, развитое

в 1892 г. его автором под именем закона относительной *функциональной подвижности* (*лабильности*) физиологических субстратов, очевидно сближает нас счастливым образом с нынешними исканиями физиологической школы Сорбонны.

6. Необходимо отметить, впрочем, и существенные различия. Когда мы видим в текущей величине лабильности ограничивающий фактор для проведения импульсов, мы имеем в виду предельное число отдельных возбуждений, которые могут осуществиться в данном физиологическом субстрате в течение единицы времени. Это — величина переменная, характеризующая текущее функциональное состояние субстрата. Дело идет у нас об относительной продолжительности изменчивости не скрытых периодов, не полезного времени стимуляции, не хронаксий, но об относительной продолжительности и изменчивости самих интервалов возбуждения.

7. Изохронизм в смысле изопериодичности Н. Е. Введенского отличается от изохронизма в смысле Л. Лапика тем, что последний имеет в виду некоторую одинаковую возбудимость, полезное время и хронаксию вдоль по проводящей системе. Изохронизм в смысле изопериодичности эффекта слагается при активном участии самих действующих импульсов возбуждения.

8. Что здесь следует отметить особо, это что изохронизм в смысле изопериодичности эффектора имеет в виду проводимость не для одиночных импульсов, но для ряда последовательных импульсов. Всегда возможно, что физиологический проводник, оказывающийся гетерохронным для хронаксий, будет изохронным в смысле нетрансформированной передачи группы импульсов. Сказывается опять самостоятельное активное значение самих действующих импульсов, до известной степени нивелирующих текущую работоспособность отдельных пунктов проводника на ходу развития возбуждения.

9. Если принято думать, что длительность отдельного возбуждения в норме не должна быть переменной, будет естественной наклонность истолковать удлинение интервала возбуждения отступлением от нормы, которое тем самым будет неудобно привлекать для объяснения физиологических регуляций. Отсюда — поле для бесконечных споров, имеем ли мы перед собой «утомление», «падение работоспособности» или специальную функцию торможения, когда в основе процесса оказывается замедление в протекании отдельного тока действия. Другое дело, когда удается показать, что субстрат под действием текущих импульсов может сокращать в себе интервалы отдельных возбуждений. Такой эффект, ведущий к повышению лабильности ткани на ходу ее работы, не может быть оценен иначе, как функциональный и физиологический. Вот почему в по-

следние годы внимание у нас направлено в особенности на явление таких сдвигов работоспособности ткани в сторону ускорения реакций и укорочения времени отдельного возбуждения под действием текущих импульсов.

10. Когда под действием самих текущих стимулов в субстрате, развивающем возбуждение, лабильность возрастает, мы имеем феномены усвоения ритма. Ритм импульсов, представляющийся для данного субстрата предельным и невоспроизводимым, становится по ходу текущей реакции воспроизводимым, и тогда мы будем иметь переходы от реакции угнетения к реакциям экзальтации.

11. Именно сдвигами лабильности действующего субстрата под влиянием применяемых раздражений возрастающей силы и частоты получаем мы переходы Бриско в нервно-мышечном приборе от типично тонической иннервации к типично тетанической (С. И. Горшков и Е. А. Гусева).

12. В возрастании лабильности действующего субстрата могут играть подготовительную роль гуморальные и вегетативные факторы, но главенствующая роль принадлежит самим действующим в данный момент группам нервных импульсов. Если в нервно-мышечном приборе раздражать перемежающимися, достаточно продолжительными интервалами то симпатический нерв при покое двигательного нерва, то двигательный нерв при покое симпатического нерва, типичный симпатический эффект в мышце будет сказываться с началом действия двигательных импульсов; он будет тем значительнее, чем более оптимально было предыдущее раздражение sympathici и он выявляется в особенности для учащенных двигательных импульсов. След, оставленный в препарате вегетативными влияниями, так сказать, используется наивыгоднейшим образом именно более частыми двигательными импульсами (М. В. Кирзон). Вегетативный эффект в мышце остается скрытым, пока пришедшие двигательные импульсы не обнаружат в субстрате подготовку к более быстрой активности и не создадут в нем эффектов, характерных для более высокой лабильности.

13. Умеренная деятельность нерва повышает поляризацию нерва. При частоте импульсов 30 в секунду отрицательные колебания постепенно увеличиваются, достигая некоторого стационарного уровня. При частоте импульсов 300—350 в секунду отрицательные колебания непрерывно уменьшаются, потенциал покоя падает. Возрастание поляризации нейрофибрилл может, по-видимому, повышать работоспособность, создавая почву для усвоения ритма и независимо от гуморальной и вегетативной подготовки (Е. К. Жуков). С того момента, когда раскрылось, что на ходу действующих нервных импульсов лабильность ткани может и возрастать и падать, мы имеем право считать доказанной нашу основную теорему,

что переменная лабильность есть аргумент, определяющий собой, при прочих равных условиях, переходы от возбуждения к торможению и обратно. В конечном счете содержание реакции определяется: а) различиями в интервалах, требующихся для завершения процесса возбуждения в отдельных звеньях действующей системы, и б) теми изменениями, которые вносятся в величину этих интервалов текущими импульсами.

14. Самостоятельное значение импульсов из центральной нервной системы для осуществления реакции, подготовленной вегетативными влияниями, отчетливо видно в опыте Н. В. Голикова и П. А. Киселева: торможение спинальных рефлексов химическим раздражением области diencephalon (И. М. Сеченов), передающееся в спинной мозг через посредство вегетативных путей (А. В. Тонких), особенно удобно и легко многократно получается при повторительном приложении адреналина в области diencephalon, но центральные импульсы играют при этом роль прямых участников в образовании тормозного эффекта, так как он и подкрепляется и срочно снимается рефлекторными влияниями (Н. В. Голиков и П. А. Киселев).

15. В опыте Э. Ш. Айрапетьянца и В. Л. Балакшиной торможение спинальных рефлексов через посредство симпатических сообщений оказалось закономерно возникающим на кошке по поводу агрессивных установок животного на пробегающую мышь, а на децеребрированной кошке — по поводу тошноты и рвоты. Таким образом, вегетативное торможение рефлексов является здесь типичным сопряженным торможением по поводу центральной доминанты на внешний предмет или на текущий внутренний акт.

16. Отличительною и нормальною чертою физиологического торможения является его срочность как по началу, так и по окончанию эффекта. Это само по себе говорит о том, что гуморальный и вегетативный моменты могут образовать ту или иную относительно медленно развивающуюся подготовку, но лишь срочный нервный импульс превращает реакцию в самый акт торможения или, наоборот, перерабатывает ее в экзальтацию.

17. Важнейшим принципиальным следствием выведения тормозного процесса из переменной лабильности под действием текущих импульсов является родовое противопоставление актов физиологического торможения каким бы то ни было формам снижения работоспособности субстрата. Торможение есть не недостаток потенциалов, не упадок работоспособности, не исключение возможности возбуждения, но специально организованный срочный нервный акт, направленный на срочную же задержку определенного момента в текущей реакции, — момента, который сам по себе остается не только возможным и вероятным, но уже начавшимся возбуждением.

18. Мне кажется, что в том, что приведено мною сейчас из работ в наследстве Н. Е. Введенского, уже почти нет ничего такого, что звучало бы неожиданно и парадоксально для современного физиолога, как бывало при жизни нашего учителя. Это произошло отнюдь не потому, что мы, его ученики, стремились сгладить его искания и перспективы. Дело в том, что предвиденное им стало обязательным для многих в новейшей методике. Прежде всего сюда относится необходимость введения фактора времени, истории системы, сроков и преемственности физиологических событий как направляющих факторов для них. Еще недавно физиологи жили методологиею классической механики с ее принципиальным аисторизмом, который был назван проф. Пикаром остроумно как «принцип ненаследования». Теперь, когда сама физика ставит свои проблемы во времени и истории, физиология становится с опозданием на этот путь. Но все же она на него становится, и, по-видимому, так, как это предвиделось Н. Е. Введенскому: предварительная подготовка системы совершенно своеобразно направляет и предрешает события, как это мы видим в ходе теплообразования нерва по опытам проф. А. Хилла.

19. Не что другое, как именно «принцип унаследования» в его практически роковом значении, хотел я подчеркнуть, отмечая принцип доминанты в работе центров. Доминанта — та конкретная форма причинности, которая навязывается нам в жизни центров в особенности. События подготовляются задолго. До некоторых сроков еще можно изменить их ход. Но с известного срока назревшие события катятся затем с неизбежностью горной лавины! Тогда все, чем пробуют их задержать, дает им лишь дальнейший импульс. Итак, пока не поздно, пока не прошли еще сроки и пока еще можно предотвратить назревающее, сделаем то, что в нашей власти.

20. В эти дни, когда в воздухе опять носятся тревожные тени и события готовы назреть до сроков, при которых их нельзя уже будет остановить, международное единение ученых должно напрячь все силы, дабы оградить народы от бедствий и стать залогом международного мира.

Что касается нас, советских физиологов, мы знаем, что рабоче-крестьянское правительство нашего Союза стоит бдительно на страже событий и сделает все, от него зависящее, для укрепления мира.

ЛАБИЛЬНОСТЬ КАК ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР [1]

Когда в науке создается точно очерченный термин, есть и выгода и невыгода от того, что при этом будет применено знакомое слово: выгода в том, что читателям есть от чего отправляться для усвоения нового поня-

[1] См. в кн.: Проблемы биологии и медицины. Сб., посвящ. Л. С. Штерн. М., 1935, с. 839; см. также: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 88—93. — *Прим. сост.*

тия; невыгода в том, что будет сказываться привычка понимать слово на прежний лад. Так случилось с одним из наиболее глубоких и важных понятий, внесенных в физиологическую науку Н. Е. Введенским: с законом относительной лабильности возбудимых и проводящих систем.[2] Пожалуй, именно оттого, что термин «лабильность» употребителен довольно широко среди натуралистов и врачей, и приходится напоминать в особенности, что он значит в физиологическом применении, в законе относительной лабильности.

В популярном словоупотреблении термин «лабильность» употребляется натуралистами и врачами так, как издавна принято у химиков: альдольную форму соединения противополагают кетоформе, как «лабильную» комбинацию «стабильной». Химически деятельный — это то же, что и легко изменчивый, что и лабильный. Химически косный — то же, что и стабильный. Подобно тому и физиологи нередко характеризуют реакцию, легко сбивающуюся с темпа, легко изменчивую и тормозимую, как лабильную, противопоставляя ее шаблонному поведению косных систем.

Если мы примем во внимание, что в метаболизме тканей общее место принадлежит сопряженным циклам реакций *с возвращением к исходному состоянию* и что это возвращение к исходному состоянию достигается тем скорее и совершеннее, чем деятельнее и скорее протекают отдельные звенья цикла, нам будет понятно, что, продолжая логику химика и удерживая характеристику высокой лабильности за наиболее энергично действующими веществами, надо будет признать, что та ткань, которая более упруго противится альтерациям, *скорее изглаживает* их в себе и *скорее возвращается* к исходной готовности к работе, будет в то же время и *более лабильной*. И это не от косности, а от высокой физиологической дееспособности. В физиологии мы переводим термин «высоколабильный» как «высокофункционально подвижный», т. е. как обладающий высокой способностью быстро производить и воспроизводить свойственную ему работу. Мы характеризуем в особенности мякотный нерв как прибор высоколабильный, отмечая тем, что он в особенности быстро, часто и неизменно способен воспроизводить в себе совокупность реакций, входящих в процесс его возбуждения.

Отсюда понятно далее, что в физиологии нам приходится чаще всего противополагать характеристику «лабильный» не косному, а «пластичному». Совокупность признаков, которыми характеризуются тонические иннервации с их приборами, побуждает характеризовать их как относительно мало лабильные и в то же время как пластичные. Высоколабильный прибор — это тот, который 1000—800—500 раз в секунду успевает среагировать возбуждением, с тем чтобы столько же раз в секунду вер-

---

[2] Wedenskii N. E. Des relations entre les processus rithmiques et l'activité fonctionelle de l'appareil neuro-musculaire ercité. — Arch. Physiol. Norm. et Pathol, 5 sér., 1892, t. 4, p. 50. См. на рус. яз.: Введенский Н. Е. Соотношения между ритмическими процессами и функциональной активностью возбужденного нервно-мышечного аппарата. — Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1953, с. 84—93.

нуться к исходной готовности к работе. Очевидно, что лабильность таким образом превращается в *точно очерченный физиологический параметр и определяющий физиологический фактор*.

Чтобы ближе понять значение параметра лабильности именно как *физиологического фактора*, необходимо обратить внимание на следующее. С абстрактной точки зрения совершенно все равно, сказать ли, что лабильность измеряется скоростью протекания отдельной осцилляции тока действия (отдельного приступа возбуждения) на месте его возникновения, или она измеряется скоростью возвращения ткани к покою вслед за возбуждением, или, наконец, она измеряется количеством отдельных приступов возбуждения, которые ткань способна вместить в единицу времени. Очевидно, если отдельные приступы возбуждения количественно и качественно вполне одинаковы и постоянны, если царит в самом деле неизменный «всё или ничего», если тетанусы и им подобные сложные формы возбуждения являются в самом деле простыми суммами и суперпозициями постоянных единиц возбуждения, то три приведенных определения лабильности тождественны.[3] М. В. Кирзон, однако, правильно отмечает, что у Н. Е. Введенского не было случайностью, что он выделил в особенности третье из приведенных определений лабильности: «Исторически это происходило оттого, что для первоначального анализа служил ему телефон — инструмент, способный давать показания для комбинации колебаний, но не для одиночного колебания. Так или иначе, это оказалось счастливым обстоятельством, заставившим и приучившим автора никогда не терять из поля зрения сложного целого акта возбуждения при анализе его ритмической природы. Тетанус в глазах Введенского — отнюдь не простая сумма вошедших в него отдельных возбуждений; это — некоторый единый ансамбль начавшегося и закономерно протекающего возбуждения... Основная мысль диссертации Введенского в том, что та или иная форма растущего или снижающего тетануса зависит от того, на какой след, оставленный предыдущими волнами, ложится действие вновь приходящей волны».[4] Очень понятно поэтому, что для полной характеристики ткани по ее лабильности мы не можем ограничиться измерением отдельной волны возбуждения в ее восходящем и нисходящем колене; совершенно необходимо проследить и измерить совокупность волн, укладывающихся за определенный интервал времени, поскольку тетанус не есть простой аддитивный процесс и аддитивность в нем нарушается взаимной деформацией компонентов тем более, чем они более сближены во времени.[5]

---

[3] Ухтомский А. А. О показателе лабильности (функциональной подвижности) физиологических приборов. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 3—9; Собр. соч., т. 2, с. 78—83.

[4] Кирзон М. В. Оптимум и пессимум электрического раздражения симпатического нерва в связи с вопросом о лабильности последнего. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 31.

[5] Введенский Н. Е. (1886). О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. — Собр. соч., т. 2. Л., 1934, с. 132, 167, 178, 196—198.

Нельзя сказать, что параметру лабильности у нас посчастливилось. Даже среди учеников Н. Е. Введенского он не пользуется достаточной оценкой и известностью, и настолько, что в одном случае приходилось слышать вопрос, не есть ли показатель лабильности то же самое, что порог возбудимости, а в другом случае докладчик задавался вопросом, прогрессивно ли будет заниматься теперь учением о лабильности, когда мы им не занимались сорок лет. Малая осведомленность о значении показателя лабильности у нас тем примечательнее, что теорией торможения по Введенскому мы все-таки занимались, а она совершенно непонятна без основы, из которой исходил наш ученый, именно без учения о переменной лабильности. Проблемой переменной лабильности и ее определяющего значения для физиологического состояния тканей заняться нам во всей ее полноте тем своевременнее, что она поднимается уже помимо нас современной французской физиологией в гораздо более частной и суженной редакции, в проблеме хронаксии. В данном случае сопоставлением с проблемой хронаксии я хочу воспользоваться для того, чтобы подчеркнуть существенные методологические особенности проблемы лабильности.

Что хронаксия и показатель лабильности касаются приблизительно одних и тех же сторон жизнедеятельности тканей, это видно из параллелизма между реестром тканей в порядке укорачивающейся хронаксии и реестром тех же тканей в порядке возрастающей лабильности. Средний показатель лабильности в ткани тем выше, чем короче ее хронаксия. Это значит, что для разных классов физиологических субстратов существует более или менее явный параллелизм между скоростью *возникновения* возбуждений и скоростью *протекания* их.

За этим сближением между хронаксией и показателем лабильности тотчас же следует, впрочем, существенное расхождение между ними.

Для западноевропейской науки время возникновения (хронаксия) возбуждения играет роль преимущественно характеристической константы для той или иной ткани. Мы видим в лабильности коэффициент, не только изменчивый по ходу реакций, но коэффициент, который своими изменениями принципиально определяет текущее содержание реакций в ткани. Западные ученые изыскивают такие условия, при которых «параметры времени», вроде хронаксии, были бы наименее изменчивы. Школа Н. Е. Введенского направляет все внимание на *законы нормального изменения лабильности*, считая, что сдвиги лабильности являются аргументом, определяющим ход текущей реакции от тетануса к тонусу и к торможению.

Нетрудно заметить, что физиологи Запада ценят в хронаксии в особенности то, что она более устойчива и постоянна, чем другие характеристики состояния в ткани. «Если порог Дюбуа-Реймона явно зависит от условий опыта, от типа электродов и т. п., то хронаксия в широких пределах не зависит от этих факторов. Поэтому, — говорит Ранкен, — в стремлении подчинить возбудимость ткани единообразному параметру Лапик

и избрал хронаксию».[6] Хронаксию можно определить как отношение максимального толчка тока (т. е. толчка тока, требующегося для вызова одиночного максимального возбуждения ткани) к пороговой силе тока:

$$\tau = \frac{It}{R'},$$

где t — полезное время действия тока силы I, равное $2R'$. Поскольку хронаксия зависит от пороговой силы тока R', это может вносить в нее одно из условий изменчивости. Желая приискать показатель еще более устойчивый и менее колеблющийся, Ахелис хочет сделать его независимым от R' и предлагает пользоваться параметром «характеристичного времени», которое для любых надпороговых сил раздражения пропорционально коэффициенту гиперболы Бунзен—Роско.[7] Полагают (и находят), что для каждого состояния препарата количество электричества, требующееся для получения физиологического эффекта, постоянно при всех силах раздражения, и, стало быть, названным постоянным коэффициентом гиперболы можно пользоваться в широких пределах как еще более постоянной характеристикой ткани, по крайней мере для одиночных возбуждений.

Без сомнения, в высшей степени важно изыскать такие условия пробного раздражения, которые сами по себе не изменили бы той искомой характеристики субстрата, которой добивается экспериментатор. Но если состояние препарата по условиям опыта должно изменяться независимо от условий нанесения пробного раздражения, а это последнее все-таки не обнаруживает заметных колебаний в параметрах ткани, то начинает закрадываться подозрение, не является ли избранный параметр малочутким и физиологически малопоказательным.

Согласно Ахелису, обезглавливание лягушки снижает в периферическом нерве и возбудимость Дюбуа-Реймона (реобазу), и хронаксию, и характеристичное время, но для последнего это происходит значительно медленнее, чем для хронаксии; затем изменения характеристичного времени не зависят от того, приходится ли перерезка по спинному мозгу, или по стволу под lobi optici, или по стволу над lobi optici. Отсюда заключают, что характеристичное время значительно менее «зависит от случайности», значительно более устойчиво и будто бы более надежно в своих показаниях. В то время как перерезка нерва (ischiadici) дает 91% случаев удлинения его хронаксии у лягушки,[8] характеристичное время в 42% оставалось без перемены, в 42% укорачивалось и в 16% удлинялось.[9] Может, пожалуй, звучать как весьма проблематическое

[6] Rancken S. T. Über zentralnervöse Sensiblen Einflüsse auf die Reizbarkeitsparameter des Frösch-Nerven-Muskels. — Acta Soc. med. fennicae, ser. A, 1933, Bd 16, fasc. 2, S. 5—96.

[7] Achelis J. D. — Pflüg. Arch., 1928, Bd 219, S. 411.

[8] Jasper H. H. — C. r. Soc. biol., 1932, v. 110, p. 376.

[9] Achelis J. D. — Pflüg. Arch., 1928, Bd 219, p. 411.

преимущество показателя Ахелиса и гиперболического параметра финляндских авторов, когда Ренквист пишет, что «параметр *a* (гиперболический параметр) для пороговых сокращений различных мышц лягушачьей задней конечности одинаков и остается постоянным даже в продолжительных опытах, в которых реобаза и хронаксия претерпевают изменения».[10] Полагают, что нашли параметр дееспособности ткани, вполне постоянный для каждого отдельного ее состояния. Но когда по совокупности прочих признаков физиологическое состояние ткани не может не меняться, а изысканный параметр изменений все-таки не показывает, позволительно задаться вопросом, не является ли обстановка его определений фактором, *нивелирующим и сглаживающим* наиболее деликатные вариации в рабочем состоянии субстрата. А между тем *именно наиболее деликатные* вариации в состоянии субстрата могут ответить наиболее интересным вариациям работы в приборе.

Существует очень распространенное, твердое, молчаливо аксиоматическое, а потому и трудно преодолеваемое предубеждение, будто *изменение состояния* в физиологическом субстрате не может иметь значения нормального определителя для его функций в организме. С точки зрения этого молчаливого убеждения с самого начала a priori не может быть речи о том, что нормальное торможение, тетанус или тонус могли бы быть выражением изменяющегося состояния в действующем субстрате. Я знаю весьма крупных физиологов, для которых «изменение состояния» звучит не иначе, как переход к аномалии и патологии, так что результатом его можно было бы представить себе утомление, дистрофию, расстройство, но уж никак не нормальные вариации качества и направления рабочего процесса. В своем докладе V Всесоюзному съезду физиологов я имел в виду в особенности именно этот предрассудок, противопоставляя ему общебиологические и физиологические данные за то, что именно изменение состояния в тканевых элементах является всегдашним и нормальным средством перехода одного и того же множественного и разноинтервального субстрата к гармоническому и слаженному единству действия.[11] Боязнь признания, что самые важные и ответственные физиологические функции могут быть выражением изменения состояния в субстрате, коренится в своего рода гипнозе слов. Надо, однако, вспомнить, какое поле новых перспектив и плодотворных исканий возникло для точного естествознания с того момента, как научились учитывать, хотя бы для наиболее простых, однородных и гетерогенных систем, значение переменных состояний и энергетические выходы в зависимости от переходов системы из одного состояния в другое Джиббс, Ван-дер-Ваальс.

Что касается нас, руководящихся показателем лабильности в смысле Н. Е. Введенского, мы видим в этом показателе прежде всего характеристику текущего *состояния* субстрата, от которого зависит очередная работа

[10] Renqvist, цит. по: Rancken S. T. Über zentralnervöse Einflüsse.., S. 23.

[11] Ухтомский А. А. Возбуждение, утомление, торможение. — Труды V Всес. съезда физиологов. М., 1934; Собр. соч., т. 2, с. 65—77.

последнего, и мы с особенным вниманием считаем нужным разбираться *именно в изменениях* лабильности; отсюда естественно, что и в значениях хронаксии, характеристичного времени, гиперболического параметра и т. д., насколько они родственны показателю лабильности, нас интересует в особенности природа вариаций и сдвигов. Мы знаем, что: α) сам текущий пробный импульс, которым мы пользуемся, строго говоря, не есть простой индикатор сложившегося состояния в субстрате, но и фактор слагающегося вновь; β) ряды последовательных импульсов, падающих на субстрат, сами по себе являются в известных пределах участниками в установлении его текущей лабильности; γ) еще за течение одного тетанического ансамбля лабильность препарата успевает изменяться, т. е. отдельный приступ возбуждения изменяет скорость протекания, амплитуду, энергетическое и физиологическое значение для субстрата.[12]

В зависимости от того, как устанавливается текущая лабильность под совокупным влиянием текущих импульсов и гуморально-нутритивных условий в тканях, мы будем иметь в субстрате различные рабочие установки: a) возбуждение, b) торможение, c) тонус, d) тетанус.[13]

Мы находим вновь и вновь, что *менее лабильный* прибор является в то же время и *более изменчивым*.

Тело нервной клетки является по преимуществу седалищем как торможения, так и усвоения ритма, в зависимости от того, что по интервалу возбуждения она отстает от событий в нейроаксонах и принуждена приспосабливаться к импульсам с последних на ходу продолжающегося своего возбуждения.

Из сказанного очевидна также очередная задача выработать наивыгоднейшие условия *для параллельного наблюдения* одновременно и лабильности, и рефрактерной фазы, и хронаксии, и характеристичного времени, и других разновидностей «параметров времени». При этом будет впервые выясняться, от чего зависят относительно значительные сдвиги показаний при применении одних индикаторов, в то время как другие еще не дают изменений или могут давать даже обратные изменения. Уже сейчас выясняется, что индикатор, требующий двух, трех и более последовательных импульсов, будет подчеркивать и гиперболировать те изменения в состоянии субстрата, которые только что начинают отмечаться индикатором с одним импульсом.[14]

Одновременное и совокупное наблюдение ряда показателей дает совершенно исключительные условия для отчета в том, как изменения

---

[12] Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением... — Собр. соч., т. 2, с. 132, 167, 178, 196—198.

[13] Briscoe G. — J. Physiol., 1931, v. 71, p. 292; Горшков С. И., Гусева Е. А. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 78; Латманизова Л. В. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 967.

[14] Голиков Н. В. — 1) Сб. работ Физиол. лаб. ЛГУ, посвящ. 25-летию науч. деят. проф. А. А. Ухтомского. Л., 1930, с. 139; 2) Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 20; Голиков Н. В., Меркулов В. Л. Изменение хронаксии при парабиозе. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, вып. 3, с. 304.

в скоростях реакций и в интервалах возбуждения предопределяют собою рабочее поведение тканей и органов.

На этот путь успели вступить с ощутительным успехом Н. В. Голиков,[15] П. О. Макаров,[16] Л. В. Латманизова и Н. М. Шамарина,[17] С. И. Горшков и Е. А. Гусева,[18] В. Л. Меркулов,[19] А. Т. Инджикян[20] и др.

ЛАБИЛЬНОСТЬ КАК УСЛОВИЕ СРОЧНОСТИ И КООРДИНИРОВАНИЯ НЕРВНЫХ АКТОВ[1]

Говоря о «нервном центре» для той или иной функции, мы разумеем области нервной массы, которые *необходимы и достаточны* для того, чтобы данная функция могла осуществляться. Так представляем мы себе механизм центра, разыскивая его методом местных раздражений нервной массы или методом экстирпации. Когда есть возможность наблюдать интересующую нас функцию на ходу, будет ли она складываться аутохтонно или вследствие местных экспериментальных раздражений, а с другой стороны, когда мы получим возможность удалять по частям центральные области, наблюдая влияние таких операций на изучаемую функцию, перед нами будут как будто все условия для определения, без каких центральных областей данная функция *все еще возможна* и какие части нервной системы для нее *совершенно необходимы.*

Тотчас же видна значительная условность и относительность признаков, которыми руководится здесь исследователь, а также и тех топографических определений, к которым он здесь приходит. Дело в значительной мере зависит от степени ограничения и индивидуации изучаемой функции, с которыми мы приступаем к делу. Когда после всех операций функция «все еще возможна», это не значит, конечно, что она воспроизводится в новых условиях *во всем ее прежнем содержании.* Перед нами обыкновенно остается лишь более или менее удовлетворительный эскиз или фрагмент прежней функции, но не функция в ее полноте. Ибо при сокращении поводов его применения физиологическое отправление непременно сокращает и свое содержание. С удалением же центральных

---

[15] Там же.

[16] Макаров П. О. Динамическая хронаксия. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1935, № 15.

[17] Латманизова Л. В., Шамарина Н. М. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 18.

[18] Горшков С. И., Гусева Е. А. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 78.

[19] Голиков Н. В., Меркулов В. Л. Изменения хронаксии при парабиозе. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, вып. 3, с. 304.

[20] Инджикян А. Т. Сдвиги функционального состояния ткани под влиянием нарушений ионного равновесия. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1935, № 15.

[1] Напечатана по-английски в сб.: Wedensky's school of physiologists at the Leningrad University (Leningrad, 1935). — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1936, вып. 17, с. 3. — *Прим. сост.*

областей, которые представляются «не необходимыми» для данной функции и без которых признаки ее все еще могут быть вызваны в препарате, неизбежно исключаются многие нормальные поводы ее применения. Плодотворный принцип многократного обслуживания физиологических функций, внесенный в науку Э. Т. Брюкке,[2] говорит о том, что достаточно полная типографическая характеристика «центра» не может быть достигнута без учета всей совокупности поводов и путей применения соответствующей функции. Чем разнообразнее поводы применения данной функции в нормальной жизни исследуемого животного типа, тем богаче связи соответствующего центра с другими областями центральной системы и тем более разнообразные и, может быть, топографически отдаленные участки центральной системы придется нам включить в нормальный состав данного «нервного центра» в его полноте.

Для эволюции представления о «нервном центре» имела исключительное и незабываемое значение история учений о так называемом речевом центре. В зависимости от того, какими признаками «нормального речевого отправления» руководствовались ученые, существенно изменялись и топографические представления о том, что необходимо и достаточно в центрах для обеспечения функции речи. Лабораторные экстирпации замещены соответственно клиническими определениями патологических фокусов в центральной системе. Вместо экспериментальных раздражений служат нормальные усилия больного осуществить речь. В остальном логика исследований и заключений та же. При этом пока под функцией речи подразумевали в особенности двигательные акты речевого словоосуществления, накоплявшиеся клинические и физиологические наблюдения укрепляли убеждение, что «центр речи» заложен там, где его указал Брока, — в левой третьей лобной извилине коры.

Когда затем было обращено внимание на то, что речь не может быть осуществлена и тогда, когда нет акустического узнавания звуковой массы слов, открылась дорога к признанию, что рядом с двигательным центром речи Брока необходимо допустить еще участие «сенсорного центра речи» в височных долях коры. Был установлен речевой центр Вернике. Более полная оценка состава и содержания речевого отправления вела к необходимости учитывать, с одной стороны, значение дополнительного зрительно-кинестетического опыта чтения и письма для развития речи; с другой — постоянное и непременное участие памяти, сохраняемых ею следов и образов прошлого для распознавания и целесообразного осуществления слов в настоящем. Отсюда привлечение в состав «речевого центра» новых участков из кинестетических и зрительных полей коры, а также из предполагавшихся в свое время «ассоциативных полей» ее. Поднимался вопрос, допустить ли еще особый «мнестический центр», как будто для откладывания следов прошлого в коре нужен еще особый резервуар; или «мнезис» и деятельность на следах свойственны вообще

[2] Brücke E. Th. — Zschr. Biol., 1922, Bd 77, S. 29.

кортикальной системе во всех ее частях.[3] Кортикальные области, которые так или иначе приходилось считать нормальными участниками в осуществлении речи в ее онтогенетической истории и в текущей практике, все расширялись. Выяснялась и такая возможность, при которой установленные до сих пор «центры речи» пребывают на месте, а связать их деятельность в интегральную функцию речи все-таки не удается.

Таковы более сложные формы *кортикальной* афазии, указывающие, что сверх наличия всего морфологического инвентаря отдельных «центров» необходимы еще специальные условия, для того чтобы сложная совокупность центральных приборов могла осуществить хорошо слаженную во времени работу. Стали привлекать к себе все большее внимание клинические случаи, когда расстройство речи связывалось с аномалиями в экстрапирамидальной системе, в ядрах покрышки, в мозжечке, То, что может быть принято за психофизиологическую основу функции речи, — понимание воспринимаемой речи, — может быть сохранено при более или менее значительной дефективности исполнительных приборов речи (речевых эффекторов). Возникла речь о *подкорковых* афазиях.

В общем же «центр речи», т. е. то, что обеспечивает в центрах нормальное отправление речи, из компактной, местно очерченной, достаточно узкой области в коре по мере углубления знаний превратился в весьма сложную группу центральных приборов, топографически разбросанных довольно широко по мозговой массе коры и ствола и предполагающих какие-то специальные условия для вовлечения в одну и ту же, достаточно объединенную и слаженную во времени деятельность. При этом для ряда отдельных компонентов в этой сложной системе приборов можно считать очевидным, что помимо речевых отправлений они могут получить применение *в ряде других отправлений*, входя в состав и в последовательное сотрудничество с другими рабочими группировками в центрах. Всего проще это видно, если начать обзор центральных компонентов речи снизу, с приборов ствола. Участники речевой иннервации в других условиях оказываются участниками дыхательной ритмики, ритмических актов жевания, глотания, кашля, специальных установок ритмики выдыхания при осуществлении музыкальной мелодии на духовом инструменте и т. д. С другой стороны, кортикальные центры, участвующие в осуществлении речи, могут быть участниками также и таких специальных операций, как восприятие законов числового ритма и их приложение к предваряющему проектированию предстоящей среды. Строго говоря, принцип многократного обслуживания скрыто предполагает собою также и принцип многообразной утилизации одних и тех же органов по поводу переменных функций. Иными словами, принцип Брюкке есть обратная сторона шеррингтоновского принципа «общего пути»[4] и принципа Введенского, согласно которому организм может до-

---

[3] Goldstein K. — In: Bethe's Handbuch, Bd 10. Berlin, 1927, S. 63—795.

[4] Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 115—149, 233, 310.

стигать эффектов «простыми вариациями одного и того же основного мотива».[5] Здесь на очередь встает вопрос, каким образом центральный участок, могущий служить рабочим компонентом то в осуществлении речи, то в осуществлении других функций, т. е. принадлежать то одному, то другому рабочему ансамблю в организме, совершает фактически это переключение из одного отправления с одним «центром» в другое отправление с другим «центром».

Изложенное постепенно подводит нас к принципиальному пониманию того, что мы обозначаем как *физиологическую констелляцию* в центрах; того, какую роль должны играть процессы *усваивания ритма* возбуждений в нервном субстрате, и того, как складывается при этом фактическое *доминирование* одной центральной деятельности над прочими в одном и том же нервном субстрате.[6] Перед нами ряд достаточно отчетливо обозначившихся факторов иннервации и в то же время настойчиво заявляющих себя очередных проблем учения о нервном процессе.

Поскольку каждое из отдельных исторических представлений о речевом центре имеет за собою наглядные и убедительные данные, перед нами здесь не различные и исключающие друг друга «центры речи», но сотрудничающие компоненты единого центра, лишь в совокупности своей образующие необходимые и достаточные условия для осуществления нормальной речи. Поскольку этот единый центр оказывается не компактной массой клеток, собранных в одном месте, мы вправе сказать, что перед нами рабочая констелляция. Так что «центр» рисуется не в виде локально очерченного участка, но в виде созвездия участков, расставленных между собой, быть может, довольно широко и объединенных не столько постоянными путями, сколько единством рабочего действия. Уже для Иелгерсма (1918) и Винклера (1926)[7] центр речи превратился в такую констелляцию топографически разъединенных участков, связывающихся между собою на ходу рабочего сотрудничества в порядке циклического взаимодействия центральных компонентов, начиная с приборов тонической установки головы, глотки и голосовых связок и кончая приборами зрительно-акустической и мнестической ориентировки речи.

Поскольку отдельные компоненты — участники рабочей констелляции — могут участвовать также в других рабочих констелляциях, т. е. в центральном обеспечении для других отправлений, возникает очередная

---

[5] Wedenskii N. Erregung, Hammung und Narkose. — Pflüg. Arch., 1903, Bd 100, S. 142; Введенский Н. Е. Собр. соч., т. 4. Л., 1934, с. 132.

[6] Ухтомский А. А. 1) О зависимости двигательных кортикальных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 232—292; 2) Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 31—45; Собр. соч., т. 1, с. 163—172; 3) Принцип доминанты. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 51; Собр. соч., т. 1, с. 197—201; 4) Парабиоз и доминанта. — В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе, М., 1927, с. 5—85; Собр. соч., т. 1, с. 232—292.

[7] Van Rijnberk G. — Ergebn. Physiol., 1931, Bd. 34.

проблема: надлежит выяснить, как и чем определяется переход нервного участка от участия в одном рабочем цикле к участию в другом рабочем цикле. Каждая из констелляций характеризуется своими темпами работы, своею ритмикою импульсов и импульсовых групп во времени. Не подлежит сомнению, что сохранение того или иного нервного участка в распоряжении прежней рабочей констелляции зависит от инерции, с которой данный участок склонен поддерживать в себе темп и ритмы деятельности, отвечающие прежде сложившейся работе. С другой стороны, переход того же нервного участка на новое применение, в связи с участием в другой констелляции и в другой рабочей установке, должен зависеть от того, насколько быстро он способен усвоить темп и ритмы нового межцентрального рабочего цикла.

В изложенном содержится и, мне кажется, достаточно оправдывается давнее предположение школы Н. Е. Введенского, что рабочее значение того или иного центрального участка есть не постоянное и безусловное (единственно возможное) следствие организации его как местного механизма, но *зависимая переменная от его текущего рабочего состояния*. Описательно можно было бы еще сказать: оно зависит для данного местного центра от общего контакта текущей работы, в которой приходится принимать участие центру в данных условиях и по связи с другими центрами.

Понятие физиологической констелляции содержит в себе, таким образом, не только топографический факт, что «нервный центр» может опираться на морфологически довольно широко расставленные участки нервной системы, но также физиологический факт, что отдельные компоненты центра могут приобретать другое функциональное значение по связи с другими констелляциями и при участии в других работах. А эти переходы в другие рабочие группировки и констелляции определяются для центрального участка тем, насколько он способен *сдвигать свою лабильность в соответствие с темпами и ритмикой возбуждений в очередной констелляции*.

Для нашей школы лабильность есть характеристический коэффициент отдельной клетки или органа, которым определяется, будет ли текущий ритм импульсов превращаться в данном субстрате в такой же ритм возбуждений, или он будет трансформироваться в более низкие ритмы возбуждений, или такое трансформирование превратится в торможение. Притом лабильность есть не постоянный и раз навсегда неподвижный коэффициент для данного возбудимого участка, но коэффициент для каждой отдельной ткани или органа более или менее *подвижный и изменчивый на ходу нормальной реакции, т. е. под действием нормальных же рабочих импульсов и гуморальных влияний*. При этом, что особенно важно отметить в настоящий момент, *изменение лабильности под действием импульсов возможно отнюдь не исключительно в сторону ее снижения, но также и в сторону ее повышения*. Очевидно, что с этой точки зрения предстоит широкий пересмотр существующих иннервационных схем и

межцентральных взаимоотношений, причем должны будут приниматься в расчет не одни постоянные тонические связи между центрами, но также хозяйственно-эксплуатационные *интервалы и сроки*, которые необходимы для достижения вполне определенных межцентральных результатов.

Нас понимают не вполне правильно, когда думают, будто мы отрицаем специальное физиологическое значение отдельных нервных путей на станции назначения. Мы его не отрицаем, когда оно есть, но не довольствуемся его констатированием, а ищем его объяснения и утверждаем, что объяснения здесь получить нельзя, пока не приняты во внимание фактические условия развития во времени влияний с данного пути на соответствующие эффекторы. Иными словами, кроме постоянной топики нервных сообщений необходимо знать *изменчивые интервалы и сроки нервных взаимодействий*. Не значит отрицать значение существующей железнодорожной сети, когда берешь на себя утверждать, что знания этой железнодорожной географии для подлинной оценки сети в стране мало, а надо еще знать интервалы, скорости и сроки, которые фактически требуются для достижения определенного хозяйственного результата при посредстве этой сети. Предстоит пересмотреть заново, как центры различных нервных этажей видоизменяют свое взаимодействие и текущую лабильность при организации того или иного рабочего ансамбля, затем, в каких пределах изменяется лабильность и могут усваиваться ритмы импульсов в отдельных нервных центрах?

Остановимся еще раз ненадолго на взятом примере «речевого центра» или речевой констелляции в центрах. Не входя в детальные дифференцировки, при первом ориентировочном анализе процесса речи легко различить психофизиологически два главных прибора с отчетливо различными исходными скоростями и темпами деятельности. Их можно назвать в самом общем виде так: а) *компоненты словоосуществления* и б) *компоненты мысли*. В порядке самонаблюдения легко дать отчет в том, как относительно быстро пробегает и складывается мысль, ожидающая высказывания, и как относительно медленно и с трением осуществляется первоначальное высказывание. Несоответствие в скоростях и в темпах нередко здесь приводит к тому, что идущие с толчками и затруднениями попытки выразить мысль в речи начинают сбивать ход мысли, и в результате получается торможение речевого процесса. Это испытано, вероятно, всяким начинающим и мало тренированным преподавателем и оратором. Таким образом, нормальные компоненты речевого процесса могут оказаться фактически в положении конфликта между собою вследствие несоответствий во времени интервалов и скоростей, в которых они протекают.

Благоприятная координация речи, достигаемая упражнением и опытом, складывается тогда, когда оратор привыкает соразмерять ход излагаемой мысли со скоростями речевого ее выражения. Лишь взаимным сонастраиванием на некоторый средний «сочувственный ритм» работы (т. е. частью снижением более высоких темпов деятельности в одних

компонентах, частью подбадриванием более низких темпов деятельности в других компонентах) оратор достигает однообразного марша возбуждений в речевой констелляции центров. Когда речь налажена, это значит, что достигнута согласованность в интервалах и темпах возбуждения сложной совокупности приборов, начиная с высших речевых областей коры и кончая приборами установки головы, глотки и голосовых связок. Лишь когда эта согласованность достигнута, мы получаем в свое распоряжение известное единство действия всего сложного аппарата речи без внутренних конфликтов; и только с этого момента открывается возможность постепенного подъема в общем сгармонированном темпе речевого процесса.

Таково значение ритма возбуждения и «усвоения ритма» для формирования доминанты. Постепенное вовлечение в работу, начиная с некоторого центрального фокуса, всей центральной констелляции, отвечающей данной доминанте, должно получаться приблизительно такими же межцентральными отношениями, какими характеризуется взаимодействие компонентов словоосуществления и компонентов мысли в процессе речи.

Ритмическими влияниями из инициативного центра постепенно вовлекаются в области гармонической активности новые и новые компоненты, поскольку они способны восприять задаваемый ритм и установиться на него.

Лишь взаимным сонастраиванием на некоторый средний «сочувственный ритм» работы в более лабильных и в менее лабильных компонентах центральной констелляции достигается однообразный рабочий марш в налаженной текущей работе.

Постепенное вовлечение новых компонентов в развертывающуюся констелляцию мы имеем в знаменитом опыте Пфлюгера со «спинномозговым выбором».[8] Этот опыт следует переисследовать вновь со стороны последовательных сдвигов лабильности в отдельных рефлекторных дугах. Что касается постепенного сыгрывания ритмов в отдельных компонентах с достижением некоторого общего марша возбуждений в органе, примеры даны нам в сердце с отдельными ганглиями и участками проводящей системы.

Когда центральная констелляция вступит в сложившийся марш возбуждений, сопряженные тормозы прочих центров будут развиваться тем более, чем более мощно будет сочувственное ритмическое действие в доминирующей констелляции или, говоря вообще, чем полнее констелляция участвует в ритмической работе. Затормозить доминанту, вероятно, тем труднее, чем полнее участвует в работе ее констелляция. Но когда доминанта переживается всего лишь эскизно, это значит, что она находится под торможением со стороны других начатков центральной деятельности. Ей не предоставлено тогда сроков, необходимых для более полного развертывания.

---

[8] Pflüger E. Die sensorische Funktionen des Rückenmarks. Berlin, 1853, Cap. 4.

Если онтогенетически более старые кортикальные и субкортикальные этажи нервной системы представляют собою области давно сложившихся рабочих констелляций, более или менее вовлекающихся в действие (то эскизно, то с большей или меньшей полнотой), то приборы высшей кортикальной рецепции являются, по-видимому, *инициаторами новых констелляций* по поводу новых опытов и шрамов, вносимых в жизнь индивидуальности.

Однажды заложившееся кортикальное впечатление остается надолго или навсегда, как более или менее зарубцевавшийся шрам. Остается он длительным оттого, что еще не отработан до конца и еще пребывает проблемой. Оставаясь проблемой для организма, он продолжает служить поводом для наматывания нового опыта, стимулируя новые и новые реакции под своим знаком.

Что же такое с этой точки зрения «отработанное впечатление», зарубцевавшийся кортикальный шрам? Есть ли это совершенное исчезновение когда-то случившегося впечатления?

Опыт показывает, что нет. Изглаживание пережитого впечатления из поля активного внимания приходится понимать как более или менее прочное вплетение его в тот или иной цикл констелляции, в котором он продолжает жить надолго, не всплывая, впрочем, в своей отдельности в поле внимания и к высшей кортикальной работе, оставаясь же в составе той констелляции, в которую пришлось ему быть вплетенным.

Доминанта является иннервацией длительной. В противопоставлении обычным, быстро протекающим рефлексам на ближайшую непосредственную среду, доминанта способна занимать собою более или менее продолжительные периоды жизни организма. Интервалы ее длинны. Ее приходится представлять себе как своего рода «кортикальный шрам», оставленный прошлыми впечатлениями, еще не изгладившийся и продолжающий быть не вполне разрешенной проблемой для субъекта. Это — область сложившейся и еще продолжающейся суммации возбуждений. Она может скрывать в себе также область местного стойкого состояния возбуждения, подкрепляющегося дальними диффузными волнами по типу известного феномена «тетанизированного одиночного сокращения» Н. Е. Введенского.[9] Наконец, она может быть межцентральным круговым процессом, о котором мы говорили выше и который может усиливаться и ускоряться под действием вновь приходящих сторонних импульсов. Речь становится доминантным процессом, когда соответствующая центральная констелляция вовлечена в дело более или менее полностью, наладившийся ритм возбуждений осуществляется без перебоев, подкрепляясь текущими впечатлениями среды, тогда как ближайшие и близорукие рефлексы на эти текущие впечатления трансформированы и сняты с очереди в порядке сопряженного торможения.

[9] Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. — Собр. соч., т. 2. Л., 1934, с. 71; см. также: Полн. собр. соч., т. 2. Л., 1951.

Наиболее характерное физиологическое место для доминантных иннерваций там, где мы имеем дело с рецепциями и предвидениями на расстоянии, когда организму предстоит задача поддерживать длительную рабочую установку в противовес быстро преходящим рефлекторным позывам на непосредственно контактные и ближайшие влияния среды.

ИЗ ИСТОРИИ УЧЕНИЯ О НЕРВНОМ ТОРМОЖЕНИИ [1]

I

Исполняющееся двадцатилетие советской жизни дает повод нашим работникам на разных поприщах вспомнить пути, пройденные ими за эти годы. В другом месте («Физиологический журнал СССР») я делаю обзор пережитого и сделанного школою славного русского физиолога Н. Е. Введенского в Ленинградском университете. Лишь за это двадцатилетие его имя и школа стали приобретать у нас широкую известность, тогда как до 1917 г. о нем знали лишь в очень тесном кругу специалистов, да и среди специалистов поиски и перспективы его были оценены очень мало. За это двадцатилетие успели выдвинуться и приобрести известность ученики Введенского: И. С. Беритов в Тбилиси, Н. Я. Перна, Л. Л. Васильев и М. И. Виноградов в Ленинграде, Д. С. Воронцов в Киеве, Н. П. Резвяков в Иванове и наша группа непосредственных преемников работы Н. Е. Введенского в Ленинградском университете. Работа и живое слово научных сыновей и внуков Н. Е. Введенского сделали его имя несравненно более известным, чем это было при жизни нашего ученого, который со своей стороны делал как будто нарочно все от него зависящее для того, чтобы остаться незаметным в тишине лаборатории, вдали от всякой популярности.

В настоящем очерке я коснусь лишь одной концепции из тех, что возделывались в свое время Н. Е. Введенским, затем его школою. Зато это одна из центральных концепций школы Введенского, и из нее, я надеюсь, будут видны те особые и характерные методологические черты понимания физиологических фактов, которые могли казаться чуждыми и неприемлемыми для одних и в то же время исключительно поучительными для других, в частности для марксистски мыслящих натуралистов. Я имею в виду явления нервного торможения и концепцию этих явлений, развитую Введенским и его школою.[2]

Очень давно, в восьмидесятых годах прошлого столетия, молодой Введенский, пользуясь простою телефоническою методикою, мог различить

[1] Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1937, т. 66, вып. 4, с. 469; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 101—109. — *Прим. сост.*

[2] Последовательность основных фактов и идей Н. Е. Введенского о нервном торможении см.: Ухтомский А. А. Парабиоз и доминанта. — В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе. М., 1927; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 232—292; ср. также: Ухтомский А. А. Физиология двигательного аппарата. Л., 1927, в особенности с. 28—39; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 5—161.

следующие удивительные факты. С одной стороны, нервный проводник не утомляется в течение многих часов непрерывно поддерживаемого проведения последовательных частых волн возбуждения; с другой стороны, чрезмерно близкое сопоставление во времени немногих отдельных импульсов в нерве ведет их к погашению; поскольку дело не в утомлении, пред нами специальный случай снятия с очереди одного возбуждения другим, который можно представить себе по типу накладывания друг на друга последовательных волн возбуждения электротоническими фазами противоположного знака. Это совершенно не зависящее от утомления погашение импульсов импульсами в нервном проводнике, подобное интерференции, подводит нас ближе всего к механизму нервного торможения с его срочностью, требующейся при обработке нервных актов центрами высшего животного. Совсем кратко этот механизм можно было бы изложить так: пока нервный путь занят проведением очередных волн возбуждения, он не может быть употреблен для принятия и пропуска следующего нервного импульса и оказывается фактически заторможенным для последнего. Перегон от Бологое на Москву оказывается фактически заторможенным для поездов, идущих из Рыбинска, пока пути на нем заняты пропуском составов из Ленинграда. Впрочем, от простой «интерференции» этот процесс отличается тем, что дело не сводится к раз навсегда одинаковому и постоянному для данного физиологического субстрата периоду отдельных возбуждений, который на все время своего протекания делает путь неэксплуатируемым для других импульсов. Можно заметить, что очередной импульс, найдя путь занятым и непроходимым для себя, не остается, однако, бесследным для занятого пути, но оставляет здесь свое влияние в виде более продолжительного закрытия пропускной способности для следующих таких же импульсов. Введенский еще в 1886 г. считал нужным признать, что один-единственный импульс способен создать интервал невозбудимости для целого ряда последующих за ним. Отсюда вывод: если неспособность пропустить очередной импульс происходит оттого, что путь занят возбуждением определенной длительности периода, то эта длительность периода возбуждения (или продолжительность отдельного возбуждения) не есть величина строго постоянная для данного пути, но может значительно затягиваться под действием дополнительных импульсов. Затягивание длины периода или, что то же, продолжительности возбуждения на месте ведет к тому, что путь оказывается длительно занятым активным состоянием и более или менее заторможенным для следующих импульсов. Из предыдущего открывается, что путь, занятый возбуждением, не является вполне невпечатлительным к импульсам и неспособным принять их влияние (строго рефрактерным). Как видно, он их принимает и реагирует на них, но реагирует лишь затягиванием периода текущего возбуждения на пути, т. е. затягиванием того интервала, в течение которого путь окажется непровозоспособным для дальнейших импульсов. В данном случае импульсы, встретив на своем пути участок длительного возбуждения и со своей стороны обнаруживая способность углубить и затянуть это со-

стояние длительного возбуждения, оказываются в положении активных тормозителей пути и для себя самих и для следующих за собою, пока какой-либо дополнительный фактор не ускорит течения возбуждения, а тем самым и пропускную способность заторможенного участка.

Пусть читатель извинит меня, если еще раз я воспользуюсь образом из области железнодорожных сообщений, чтобы сделать более наглядною предыдущую схему. Представим себе, что поезда из Рыбинска, не пропускаемые на Москву вследствие прохождения ленинградских составов, со своей стороны оказываются способными повлиять на прохождение ленинградских составов в смысле его замедления. Тогда, очевидно, поезда, идущие из Рыбинска, будут не только заторможены на Бологоевском узле, но будут еще и активно тормозить путь через Бологое для следующих за ними. Реактивное затягивание деятельного состояния на пути с превращениями его в местный процесс и дало повод Н. Е. Введенскому развить учение о парабиотическом состоянии, стоящем на переходах от нормального возбуждения высокоорганизованной ткани с кратким периодом действия к альтерациям и обмиранию ткани все более и более затяжного характера.[3]

В свое время еще Н. Е. Введенский бросил мысль, что в филогенезе организующаяся ткань отправляется от местных затяжных периодов возбуждения, с тем чтобы переходить затем ко все более и более лабильным механизмам с возрастающей способностью к краткой и срочной сигнализации. В зависимости от степени лабильности пути, т. е. от скорости пропускания отдельного периода возбуждения в нем, он будет, при прочих равных условиях, служить местом трансформации и торможения или свободного прохождения для очередных нервных импульсов.

Говоря по существу, мы, ученики Введенского, каждый по-своему занимались разработкою отдельных участков того экспериментального поля, которое было намечено и отчасти вспахано учителем и которое только что описано в самых общих чертах, так сказать, с птичьего полета. И. С. Беритов стяжал себе имя в особенности гальванометрическим изучением «интерференции» нервных импульсов в центральных путях, от которой отправлялся Введенский в своих исканиях на основании телефонических данных.[4] Л. Л. Васильев и М. И. Виноградов, вслед за Н. Я. Перна,[5] углубленно изучали особенности торможения под действием ан- и катэлектротона в отдельности.[6] Д. С. Воронцов дал детальные

---

[3] Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. — Собр. соч., т. 4. Л., 1935, с. 54, 120, 131—132.

[4] Беритов И. С. 1) — Zschr. Biol., 1913, Bd 62, S. 125; 1914, Bd 64, S. 175, 289, 307; 2) Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры. Пгр., 1916, с. 64; 3) Общая физиология мышечной и нервной системы. М., 1937, с. 344—354.

[5] Перна Н. Я. О функциональных изменениях нерва и мышцы при пропускании постоянного тока. Юрьев, 1914.

[6] Васильев Л. Л. — 1) В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 1; 2) Pflüg. Arch., 1934, Bd 235, S. 184; Виногра-

исследования ан- и катэлектротонического действия отдельных волн возбуждения друг на друга при формировании рефрактерного состояния и торможения в нервном проводнике.[7] И. А. Ветюков[8] и Н. П. Резвяков разрабатывали парабиотическое состояние с его дальнедействиями вдоль по нервному проводнику, сказывающимися в сдвигах лабильности последнего по поводу установки дальнего очага возбуждения.[9] Наконец, я обратил внимание в особенности на изучение параметра лабильности, а также на процессы длительной подготовки и накапливания активного состояния и нервных актов в организме, причем текущие импульсы подкрепляют и ускоряют подготовленные перед тем акты возбуждения в одних путях и акты торможения в других.[10]

Каждый из нас возделывал в особенности тот или иной участок на поле, намеченном Н. Е. Введенским. Каждому из нас представлялось в свое время, что он успел отделить себе свой, совсем самостоятельный кусок и, отправляясь от него, уйти более или менее далеко от дела Н. Е. Введенского. Почти все мы более или менее переживали период негативизма по отношению к заданиям и образу мысли учителя. И почти всем нам приходилось потом возвращаться к сознанию, что возделываем мы все-таки каждый по-своему то поле и те посевы, которые были заданы нам учителем, пока мы были в его лаборатории. Увязку и синтез нашим исканиям мы находили все-таки в исходных эскизах и проектах Н. Е. Введенского, которые оказываются достаточно прочными и основательными, чтобы не раздробиться от наших усилий идти врозь. Эта прочность исходных эскизов и проектов происходила оттого, что за ними кроется непререкаемая реальность, счастливо уловленная еще юношескою мыслью Введенского и требующая все новых разработок в деталях. Научная правда,

дов М. И. — 1) Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1914—1915, с. 145; 2) Рус. физиол. журн., 1925, т. 7, с. 71; 2) Pflüg. Arch., 1924, Bd 204, с. 430; 3) Материалы к физико-химическому познанию парабиоза. — В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе, с. 137.

[7] Воронцов Д. С. — Pflüg. Arch., 1924, Bd 203, S. 300; 1925, Bd 207, S. 279; 1927, Bd 218, S. 148, 716; 1930, Bd 224, S. 490.

[8] Ветюков И. А. — Труды Петергофск. ест.-науч. ин-та, 1930, № 7, с. 117.

[9] Резвяков Н. П. — 1) Pflüg. Arch., 1924, Bd 206, S. 1481; 2) Физиол. журн. СССР, 1935, т. 19, с. 1021; 1936, т. 20, с. 811; 1937, т. 22, с. 3.

[10] Ухтомский А. А. 1) О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911; Собр. соч., т. 1, с. 32—162; 2) Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, с. 33; Собр. соч., т. 1, с. 163—172; 3) Принцип доминанты. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 60; Собр. соч., т. 1, с. 197—201; 4) О состоянии возбуждения в доминанте. — Там же, сб. 2. Л., 1926, с. 3—15; Собр. соч., т. 1, с. 208—220; 5) О показателе лабильности (функциональной подвижности) физиологических приборов. — Труды физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 3—9; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 78—83; 6) Возбуждение, утомление, торможение. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 1114; Собр. соч., т. 2, с. 65—77; 7) Лабильность как физиологический фактор. — В кн.: Проблемы биологии и медицины. Сб., посвящ. Л. С. Штерн. М., 1935, с. 239—244; Собр. соч., т. 2, с. 88—93; 8) Физиологическая лабильность и акт торможения. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, с. 277; Собр. соч., т. 2, с. 84—87.

как и художественное постижение вещей, схватывается сначала в целом очерке, с тем чтобы затем подвергнуться разработкам в отдельных участках и деталях. Дарование и счастие ученого и художника мы оцениваем потом, когда после разработки деталей убеждаемся, насколько первоначальный эскиз проникновенно схватывал основные черты действительности.

II

Изложенная выше концепция физиологического торможения видит в нем по существу трансформацию процесса возбуждения, качественное преобразование возбуждения в зависимости от количественных изменений в условиях его протекания в действующем субстрате. Глубокая проницательность Н. Е. Введенского сказалась, между прочим, в том что он требовал радикального различия, с одной стороны, «интервала невозбудимости», или рефрактерной фазы ткани; с другой стороны — нутритивного периода, или периода метаболической реставрации ткани после деятельного мгновения в ней. Есть теории и концепции, широко распространенные и очень популярные, являющиеся привлекательными только потому, что они сверх ожидания просты. Такая удивляющая нас чрезмерной простотой схема держится затем навязчиво нашей мыслью, хотя мы впоследствии и чувствуем ее малую основательность. К таким положениям принадлежит натурфилософская схема, изложенная в германском журнале «Лотос» в восьмидесятых годах прошлого столетия известным Эвальдом Герингом, согласно которой жизнедеятельность ткани сводится на принципиальную периодику непрестанно сменяющих друг друга противоположных процессов работы (расхода) и питания (реставрации), причем именно потому, что в ткани только что имела место работа (возбуждение, диссимиляция, расход вещества), тотчас наступает приступ противоположного состояния, т. е. питания, во время которого, предполагается, ткань занята реставрациями и потому не склонна работать (рефрактерная база, ассимиляторный приход).[11] Старая и естественная идея Клода Бернара о том, что жизнь опирается на баланс диссимиляторного расхода и ассимиляторного прихода, получила у Э. Геринга, на первый взгляд, развитие и уточнение, в действительности же новую и уже вполне гипотетическую редакцию, по которой выходит, что диссимиляция и ассимиляция обязательно альтернированы во времени, непременно исключают друг друга, так что если тотчас же за периодом возбуждения возникает период ассимиляции, то тем самым предрешается и невозможность в этот момент нового возбуждения, т. е. рефрактерность и торможение. Отсюда прямой путь к нутритивной теории рефрактерной фазы по Ферворну и к «биомеханическому закону» Рихарда Авенариуса.[12] Философски настроенным натуралистам очень импонировали эти схемы, обе-

[11] Hering E. — Lotos, 1880, Bd 1; 1882, Bd 2; 1885, Bd 6; 1887, Bd 7; 1889, Bd 9.
[12] Verworn M. 1) — Zschr. allg. Physiol., 1911, Bd 12, S. 152; 2) Erregung und Lähmung. Jena, 1914.

щая неожиданно простое объяснение (на бумаге) переходов в организме от одной противоположности к другой в духе гегелевых обязательных переходов от одной антиномии к сообусловленной с нею другой антиномии. Я думаю, что не преувеличу, когда скажу, что Н. Е. Введенский органически ненавидел теорию Э. Геринга, считая, что она только запутывает вопросы иллюзией их разрешения; ненавидел тем более, когда замечал, что молодежи она импонирует. Со своей стороны я подчеркивал много раз, что требования обязательного альтернирования работы и питания ни на чем не основаны: работа тем самым, что она поднимает в субстрате метаболическую активность, одновременно ускоряет и синтезы и строительные процессы в ткани и вследствие этого способна, начавшись, углубляться и возрастать на месте протекания. Нет ничего рокового в том, чтобы работа сменялась в субстрате непременно неработоспособностью, а с другой стороны, рефрактерная фаза и торможение не имеют ничего общего с неработоспособностью субстрата, будучи результатом встречи и взаимодействия полноценных импульсов возбуждения.[13]

В настоящее время мы знаем с отчетливостью, во-первых, то, что периодика возбуждения как токов действия имеет совсем другую размерность во времени, чем периодика реставрационного метаболизма в том же нерве. Период отдельного тока действия измеряется в сигмах, период метаболической реставрации измеряется секундами; они относятся между собою примерно как головка кометы и ее хвост.[14] Уже по этому самому ни о каком альтернировании между ними не может быть и речи. Затем мы знаем, что в ряде условий (асфиксия, охлаждение, наркотики) метаболический хвост может быть угнетен и отсутствует, тогда как токи действия продолжаются еще многократными рядами.[15] Метаболический процесс, по-видимому, относительно медленно и растянуто реставрирует интимную структуру в проводнике, которая, впрочем, довольно долго способна обеспечивать на себе те физико-химические поляризационные процессы, которые отвечают отдельным токам действия. Лабильность, продолжительность отдельных интервалов возбуждения, их проведение и задержка — все это касается непосредственно токов действия и лишь отдаленно метаболической реставрации. Отсюда, естественно, опять и опять поднимается требование понять рефрактерную фазу независимо от метаболических хвостов, из взаимодействия токов действия, скорее всего из электрических влияний их друг на друга (Эббеке, Ганс Шефер и др.).[16]

---

[13] Киселев П. А. — Сб. работ Физиол. лаб. ЛГУ, посвящ. 25-летию научной деятельности А. А. Ухтомского. Л., 1930, с. 190; ср.: Инджикян А. Т. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 75.

[14] Amberson W. R. A. — Am. J. Physiol., 1929, v. 68, p. 265; Amberson W. R. A., Downing. — J. Physiol., 1929, v. 88, p. 19.

[15] Gerard R. W. — J. Physiol., 1927, v. 63, p. 280; Hembecker P. — Am. J. Physiol., 1929, v. 69, p. 58; Березина М. П., Фенг Т. П. — J. Physiol., 1933, v. 77, p. 111; Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, с. 283.

[16] Schaefer H. — Ergebn. Physiol., 1931, Bd 36, S. 151, 217—219.

Что касается метаболического хвоста в нерве, то он поражает нас прежде всего огромным количественным несоответствием сопровождающих его тепловых выходов по отношению к тем чрезвычайно скромным энергетическим расходам, которые связаны с возбуждением нерва в узком смысле слова, т. е. с протеканием отдельного тока действия. По измерениям лаборатории Хилла оказывается, что свыше 90% теплообразования в нерве приходится на метаболический хвост. Как можно было бы понять это рядом с чрезвычайной неутомимостью скелетного нерва по проведению нервных сигналов у высших животных?[17]

Мы полагаем, что понять это возможно не иначе, как следующим образом. Затяжной метаболический процесс в нерве не имеет непосредственной необходимости для осуществления того тока действия, следом которого он является. Реставрационное значение он имеет в особенности для долговременной структуры, на которой могут развиваться последующие токи действия. Но помимо простой реставрации структуры, вообще говоря устойчивой и прочной в нормальном нерве, дорого стоящий ткани метаболизм должен нести на себе какие-то еще дополнительные функции. Он должен быть связан с выработкой каких-то специальных метаболитов. По всей видимости, это метаболиты, способные влиять на поляризационную структуру нерва не просто в смысле восстановления, но и в смысле более выгодной ее установки, допускающей более быстрое протекание и завершение отдельных токов действия. Иными словами, дело идет о механизме повышения лабильности субстрата на ходу и по поводу его работы — механизме, играющем столь большую роль в процессах усвоения ритма.[18]

На затяжном метаболическом хвосте лежит, по-видимому, и еще другая важная функция. То, что теперь физиологи называют «медиатором» нервного возбуждения, представляет собою не что иное, как метаболический выход возбуждающегося нерва и нервного пути. В нерве эти метаболические выходы связаны, конечно, с метаболизмом проводника, т. е. с метаболическими хвостами возбуждений по преимуществу.[19]

В таком случае мы приходим к естественной мысли, что метаболический хвост при возбуждении нерва связан с выработкой метаболитов, которые не только для самого нерва, но и для эффектора на периферии могут служить посредниками более выгодной установки рабочей структуры, обеспечивающей более высокую лабильность по отношению к очередным

---

[17] Hill A. V. 1) Chemical wave transmission in nerve. Cambridge, 1932; 2) — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 1933, v. 113, p. 368.

[18] Ухтомский А. А. Усвоение ритма в свете учения о парабиозе. — Труды III Всес. съезда физиологов. М.—Л., 1928, с. 104—106; Собр. соч., т. 2, с. 33—34; Воскресенская А. К., Зацкая Н. И. — Сб. работ Физиол. лаб. ЛГУ, 1930, с. 54; Голиков Н. В. — Там же, с. 133; Труды Физиол. науч.-иссл. ин-та, 1933, № 13, с. 33.

[19] Hill A. W. — Nature, 1929, v. 1, p. 831; Winterstein H. — Verhandl. Intern. XIV Kongr. Physiol., 1932, S. 264; Cowan I. S. — J. Physiol., 1932, v. 77, p. 27; Березина М. П., Фенг Т. П. — J. Physiol., 1933, v. 77, p. 111.

токам действия. «Медиаторы» в путях высших животных и в скелетной иннервации — не «переносители нервного импульса», но гуморальные подготовители звеньев проводящей цепи к более выгодному воспроизведению очередных токов действия, т. е. нервных импульсов в тесном смысле слова.

У филогенетически более низко организованных форм (моллюски, ракообразные), где не удается отделить ток действия от метаболического хвоста, медиаторы гораздо теснее связаны с токами действия и являются вместе и почти одновременно с ними как подготовителями эффектора к работе, так и переносителями нервного стимула. В высокоорганизованном скелетном нерве позвоночного медиатор играет роль в особенности гуморального подготовителя пути, по которому имеют вслед за этим пойти нервные импульсы в виде токов действия. Если метаболиты нерва могут действовать на периферический эффектор в ту же сторону, что и соответствующие токи действия, то это дает нам лишний повод вспомнить наблюдения ряда авторов (Демура и др.), что метаболиты деятельного состояния органов могут углублять и стимулировать далее само деятельное состояние этих органов.[20]

Я надеюсь, что теперь для нас ясно, насколько мы далеко ушли от альтернативных схем Э. Геринга и от гегелизмов, которые так импонировали физиологам в конце прошлого столетия, продолжают подчас импонировать кое-кому из нас и теперь, вопреки трезвым предупреждениям Уоллера, Н. Е. Введенского, Кремера и ряда других физиологов.

III

Еще один очень важный момент надо отметить в концепции торможения по Н. Е. Введенскому. И этот момент является отвращающим для одних и нарочито поучительным для других.

Взгляд на торможение как производный продукт и модификацию возбуждения ставит исследователя перед следующей задачей. Всякий раз, как он наблюдает торможение процесса возбуждения, который только что перед тем протекал, надо предполагать и искать в организме возникновение другого источника возбуждения, который и будет посылать тормозящие влияния на наблюдаемый нами процесс.[21] Второе требование таково: для того чтобы могло иметь место влияние одних волн возбуждения на другие волны возбуждения, идущие из другого источника, нужно, чтобы эти волны имели где-то общий участок проведения, где могло бы осуществляться их взаимодействие. В обоих направлениях, столь органически требующихся из установок нашей школы, ученики Н. Е. Введенского вплотную соприкасаются со школою и проблематикою Шеррингтона, в особенности с принципом общего пути и с проблемою конверген-

[20] Demoor S. — Arch. Intern. Physiol., 1913, t. 13, p. 111.

[21] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 38—39, 41, 83, 112, 125, 194, 196—197; Собр. соч., т. 1, с. 51, 53, 76, 93—94, 101, 140—143.

ции в нем или тотчас перед ним, возбуждений из различных источников, например с различных рецептивных полей.[22]

Я полагаю, что вполне естественно мы можем обозначать те моменты встреч и взаимодействия волн нервного возбуждения в общих участках, в результате которых фактически получается торможение очередных импульсов как моменты «конфликта возбуждения». И тогда наиболее краткая характеристика условий, из которых возникает торможение по Н. Е. Введенскому, может формулироваться так: нервное торможение есть результат конфликта возбуждений в нервных путях. Из столкновения двух или нескольких возбуждений в путях мы получаем в зависимости от интервалов или торможение, или экзальтацию, или одновременное сочетание одного и другого.[23]

Подобно тому Шеррингтон говорит о «вступающих в конфликт рефлексах», о «столкновении» при взаимодействии несогласных реакций, о «борьбе рефлексов», о синапсе перед мотонейроном как «области коллизии» для образования алгебраически суммированного эффекта.[24]

Между тем приходится иногда слышать авторитетные заявления, что говорить о конфликте возбуждений в нервном пути неудобно или даже «неграмотно». Ибо в нормальной работе нервной системы какие же могуть быть столкновения, диссонансы или борьба? И можно ли допустить, что нормальная координация и успешная направленность нервных актов предполагают столкновение и противодействие в самом нервном механизме?

Здесь сказывается исходная установка мысли у натуралистов различных направлений. Натуралист, соблюдающий традиции, идущие от Декарта, считает своей нормальной задачей довести постижение явлений природы, в том числе и явлений физиологических, до той совершенно прозрачной и принципиально чуждой противоречий простоты, которая дана нам в законах чистого протяжения в геометрии. Здесь не только нет и не может быть противоречий, столкновений и конфликтов, но, строго говоря, нет даже и действия; и последовательные картезианцы в свое время с полным основанием, со своей точки зрения, считали «неграмотным» ньютонианское допущение интенсивных факторов вроде массы, напряжения, силы и т. д. Вот такою же «неграмотностью» может представиться допущение конфликтов и столкновений в качестве действующих факторов нервной координации, при всем том, что они есть в природе и убедительно заставляют считаться с собою.

У Шеррингтона конфликты и столкновения в качестве факторов координации в значительной мере сглажены. Он говорит о них в особен-

---

[22] Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 115—149, 233, 310, 346.

[23] Ухтомский А. А. Физиология двигательного аппарата, ч. 1. Л., 1927, с. 29, 31, 38; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 33, 35, 42.

[24] Sherrington Ch. S. et al. Reflex activity of the spinal cord. Oxford, 1932, p. 111, 130, 142, 157.

ности по поводу тех более или менее сложных иннерваций, которые получаются в условиях искусственного раздражения в лаборатории. Но он почти не говорит о них, когда дело идет о гладко идущих унаследованных иннервациях. Конкуренция двух противоположных по своему значению и направлению реакций возбуждения на общих путях теоретически превращалась у него в смену двух противоположно действующих на синапсы химических реагентов. Реципрокная иннервация приурочивалась преимущественно к преформированным, анатомическим антагонистам. Это облегчает переход к гипотезе биохимических антагонизмов на синапсах. Вместо подвижного физиологического результата фактической конкуренции во времени противодействующих актов в зависимости от интервалов их действия создается переход к абстрактной схеме «алгебраического суммирования» контрагентов.

В 1931 г. Шеррингтон исследовал в пределах мотонейрона результат конфликта центробежного возбуждения со встречным антидромным возбуждением. Тормозный результат развивался во времени по тому же закону, что и тормозный эффект с синапса под действием антергетического центрального импульса. Дело шло о конфликте встречных возбуждений в самом прямом смысле слова, и тормозный результат получался без «тормозящей жидкости» и без гипотетических мембранных изменений на синапсе, а просто в зависимости от интервалов и сроков встречи двух возбуждений. Важно при этом, что интервал тормозного результата типичным образом оказывался продолжительнее, чем интервал отдельного возбуждающего импульса. Как мы видели выше, мы должны были этого ожидать.[25]

Для школы Н. Е. Введенского понятие «реципрокной иннервации» много шире анатомического, механического антагонизма. Нам приходится говорить о физиологическом антагонизме, который вполне подвижен и абстрактно не может быть предсказан по простым анатомическим данным.[26] Он определяется импульсами и сроками взаимодействия текущих центральных возбуждений, частью сталкивающихся, частью подкрепляющих друг друга.

Иными словами, мы говорим не о преформированных координациях готовых рефлекторных дуг, но о координациях, делающихся и складывающихся на ходу действия. Координация и есть всегда становящийся, вновь и вновь настраивающийся, но и относительно легко расстраивающийся процесс, являющийся функцией интервалов возбуждения в отдельных компонентах действующего механизма.

Нормальная роль конфликта возбуждения и координации текущего рефлекторного поведения вполне наглядна в свете сегментальной физиологии нервной системы. Мы знаем, с одной стороны, множественность те-

---

[25] Eccles J. C., Sherrington Ch. S. — Proc. Roy. Soc., Ser. B., 1931, v. 199, p. 91; Eccles J. C. —Ibid., 1931, v. 107, p. 557.

[26] Ухтомский А. А. Магист. дис., с. 162—164, 207; Собр. соч., т. 1, с. 122—123, 141—142.

кущих переменных рефлекторных позывов в коротких рефлекторных дугах мозгового ствола в ответ на непосредственные местные контактные раздражения; с другой стороны — дальновидные рефлексы и длительные рефлекторные установки головных сегментов по рецепции на расстоянии. Животному сплошь и рядом приходится перестраивать и тормозить начинающиеся в низших сегментах рефлекторные акты ближайшего и близорукого значения, подчиняя их, подчас достаточно болезненно, дальновидным реакциям головных ганглиев.

Что не безмятежной гармонией, но величайшим трудом и даже насилием над собой достаются творческие дела человеку — напоминанием об этом служит рабочий образ Бернхарда Римана в последние годы его жизни. Я повторю здесь то, что говорил в другом месте.[27] Риман торопился доделать намеченные работы, закончить неразрешенные вопросы и сосредоточивал остатки сил на деле. Какой-нибудь тонкий гигиенист, пожалуй, улыбнется или вознегодует, услыхав, как в это время работал геттингенский ученый, уставив ноги в холодную воду, согревая подушкою голову и спеша записать очередной ход мысли. Но тут нет, конечно, места ни для улыбки, ни для советов, как было бы целесообразнее для великого ученого расположить свою работу. История судит по плодам. И, судя по плодам, приходится признать, что образы наиболее дальнозоркого, а вместе исключительно гармоничного математического творчества смогли рождаться громадным трудом над собою на фоне выразительной борьбы физиологических побуждений.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ И ЛАБИЛЬНОСТЬ КАК БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ[1]

I

Университетскому физиологу юбилейный год дает повод вспомнить в особенности двух мужей, вдохновлявших нашу науку и ее преподавание за истекший срок: Н. Е. Введенского и И. П. Павлова. Оба они были за эти годы и будут, вероятно, еще надолго нашими идейными вождями; и оба они прочно записаны в летописи Ленинградского университета. Оба они — его воспитанники, из которых один оставался до 1922 г. в alma mater многолетним ее профессором и основоположником глубокой и оригинальной физиологической школы «парабиотистов», а другой — почетный член своей alma mater, ставший общепризнанным princeps physiologo-

[27] Ухтомский А. А. 1) Возбуждение, утомление, торможение. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 1126; Собр. соч., т. 2, с. 76—77; 2) Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1936, № 17, с. 3—9; Собр. соч., т. 2. с. 94—100.

[1] Учен. зап. ЛГУ, 1937, т. 3, № 17, с. 213—226; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 122—135. — *Прим. сост.*

rum mundi,[2] как наименовал его XV Международный конгресс специалистов в 1935 г. Научная работа обоих наших ученых шла совсем разными дорогами и в разных областях физиологического искания, так что в течение долгих лет не было никаких точек соприкосновения между их исканиями. Однако у обоих мысль переходила с годами от частных задач и местных поисков ко все более принципиальным методическим перспективам общего значения, которые должны были охватить так или иначе почти всю область физиологического исследования. И здесь рано или поздно дороги обоих ученых не могли не войти в сопрокосновение между собой. Из шахты, в которой шли разработки школы И. П. Павлова, с годами стали слышны через породу отзвуки того, что делалось во встречной шахте работников Н. Е. Введенского.

Очень благодарная задача для будущего физиолога провести систематическое сопоставление фактов и идей, добытых в школе И. П. Павлова, с одной стороны, и в школе Н. Е. Введенского — с другой, с тем чтобы при взаимном критическом освещении они раскрыли нам тот своеобразный и очень богатый перспективами путь, которым шла советская физиология до сих пор и который намечается ее предыдущей историей для ее будущего. На этом пути уже есть ряд имен. Достаточно вспомнить профессоров И. П. Разенкова, А. Д. Сперанского, И. С. Беритова, Д. С. Фурсикова, К. М. Быкова, П. К. Анохина, Э. А. Асратяна.

Как освещается механизм «временной связи» Павлова с точки зрения истории оформления физиологического эффекта в микроинтервалах времени и под последовательным влиянием нервных импульсов? Как сказываются на ходе кортикального возбуждения последовательные стадии развития стационарного возбуждения парабиотического типа? Как и где складывается тормозный процесс при условных рефлексах? В какой степени изменчивы в своих функциях нервные центры под действием раздражителей и экстренных афферентных связей? Вот проблемы, которые рождаются из сопоставления заданий Введенского с заданиями Павлова. Я не буду касаться здесь этих проблем, громадных одинаково по своей трудности и по перспективному значению. Сейчас я пользуюсь случаем лишь для того, чтобы коснуться сравнительно узкого вопроса: как следует трактовать в приложениях, в частности в приложениях к проблематике И. П. Павлова, «физиологическую лабильность» Н. Е. Введенского в качестве точной концепции и в качестве специального параметра.

Статья эта является некоторой перестройкой доклада, который мне пришлось сделать в качестве представителя школы Н. Е. Введенского на конференции Академии наук, посвященной И. П. Павлову. Тема доклада была предложена мне учениками покойного великого физиолога. Концепция и параметр лабильности составляют центральное место в рабочем инвентаре школы Н. Е. Введенского. С некоторого времени они начинают приобретать живое значение также и в школе И. П. Павлова.

[2] Старейшина физиологов мира — так назвал И. П. Павлова в своей речи шотландский физиолог Барджер. — *Прим. сост.*

II

Когда наметилась тема о лабильности, я колебался, какой путь изложения мне избрать. Абстрактное изложение в конце концов приелось и нам, ученикам Введенского; может быть, уместнее предпочесть более конкретный путь *биологической перспективы*. Тогда несколько по-новому подойдем мы к нашей основной проблеме, и, может быть, она примет более конкретные очертания и перспективы для тех, для кого часто абстрактное изложение продолжает и до сих пор быть не вполне внятным. Ибо не раз приходится нам встречаться с тем обстоятельством, что наш параметр лабильности, как мы его понимаем, упоминается физиологами других направлений с другим содержанием и значением, чем то, которое влагается в него у нас, начиная с его автора.[3]

Ради уточнения нужно опять и опять настаивать на принципиальном, первоначальном значении этого весьма определенного физиологического параметра, каким он был сформулирован сорок пять лет тому назад.

Итак, вместо того чтобы вдаваться в теоретическое абстрактное изложение этого параметра, я избираю путь, особенно занимающий нас в последнее время.

Те, кто более или менее следил за нашими работами, помнят, что издавна нас занимали в особенности процессы наивыгоднейшей активности, возбуждения и торможения с переходами между ними,[4] но мы не любили говорить о покое и очень мало останавливались на значении этого понятия в физиологии. Между тем рано или поздно нужно было дать отчет перед самим собою, как для нас представляется это физиологическое состояние и его роль при тех переходах от торможения к возбуждению, которыми мы занимались. Ибо ведь очевидно, что мы так или иначе отправлялись от некоторого представления о физиологическом покое, когда говорили о степенях физиологической активности. И мне представилось, что уяснение нашего понимания физиологического *покоя* послужит хорошим и наглядным путем для уяснения также и физиологического параметра *лабильности*.

Многим известно, что мы (и я, пожалуй, в особенности) протестовали в свое время и настойчиво продолжаем протестовать против превращения знаменитого правила «всё или ничего» в принцип нервной физиологии и тем более в некий универсальный принцип учения о возбуждении.

---

[3] Wedensky N. E. Des relations entre les processus rithmiques et l'activité fonctionnelle de l'appareil neuromusculaire excité. — Arch. Physiol. Norm. et Pathol., 5 sér., 1892, t. 4, p. 50; см. на рус. яз.: Введенский Н. Е. Соотношения между ритмическими процессами и функциональной активностью возбужденного нервно-мышечного препарата. — Полн. собр. соч., т. 3. Л., 1952, с. 84—93.

[4] Ухтомский А. А. 1) Парабиоз и доминанта. — В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе. М., 1927, с. 5—85; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 232—292; 2) Физиология двигательного аппарата. Л., 1927; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 5—161; 3) Возбуждение, утомление, торможение. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, вып. 6, с. 1114 — 1127.

Универсальный принцип возбуждения в тканях! Эта характеристика повторяется нередко еще в наши дни. Что хочет она сказать? «Универсальный» — может быть, всего лишь звучная метафора, не предполагающая за собой точного значения и употребляемая лишь затем, чтобы отклонить обсуждение принятого правила? Тогда мы, конечно, умолкаем из простой учтивости, ибо невежливо было бы спорить из-за метафоры. Но если слово «универсальный» имеет в виду достаточно точный смысл, то это то же, что и «космический». Для нас делается тогда ясным, что адепты этого принципа склонны представить его чем-то вроде космического закона в стиле теоретической физики, например выводом из области квантовой механики. В таком случае приходится возобновлять наши протесты. Протесты же наши начинались с того, что в физиологии не существует сколько-нибудь точного понятия покоя, тогда как принцип «все или ничего» предполагает отправление активного состояния от некоторого *точного и постоянного уровня покоя*.[5] Примерно так, как геометрическая периодика отправляется от уровня оси абсцисс с отсчетом от него амплитуд, предполагается некий постоянный уровень покоя, по отношению к которому периоды возбуждения сохраняют равномерные величины размахов. «Все или ничего» предполагает отправление возбуждения от некоторого нулевого, физиологически бездеятельного уровня. Мы говорим, что такого состояния покоя, как нуль активности, в физиологии нет, и потому с самого начала и принципиально биологическая мысль допускает вопрос о степенях физиологической активности. Это — первое и принципиальное возражение против закона «все или ничего» как закона.

Ссылки на эмпирические факты, что многие и многие органы могут развивать свою активность очень правильными периодами, не могут, конечно, превратить эти факты в принцип общего значения. Принцип общего, да еще универсального значения начинается там и тогда, когда в дело привносится соображение общего характера, например о желательности и полезности сближения ритмики физиологического возбуждения с физическими периодиками, доступными гармоническому анализу по Фурье. Мотивы такого общего значения в пользу «все или ничего» дают себя знать опять и опять, и они обновляются по новым поводам. Один из моих ближайших учеников, которого я особенно ценю, совсем недавно приводил мне новые и веские аргументы в пользу принципа. Он исходил из очередной новинки теоретической физики, из теории релаксационных колебаний. Релаксационные колебания так во многом похожи на биологические ритмы, что физиологи с жадностью должны ухватиться за них, чтобы с их помощью сделать новую попытку приблизиться к разгадке природы возбуждения. Когда новые, хорошо изученные математические зависимости сказываются в своем конкретном выражении загадочно близкими к биологическим закономерностям, у нас начинает усиленно биться

[5] Ухтомский А. А. 1) Закон «всё или ничего». — Труды II Всес. съезда физиологов. Л., 1926, с. 10—11; Собр. соч., т. 2, с. 31—32; 2) Физиология двигательного аппарата, с. 25—26, 30, 124—125; Собр. соч., т. 3, с. 29—30, 34, 130—131.

сердце: не подошли ли мы наконец к овладению физиологическими фактами через посредство простых математических уравнений? Релаксационные колебания — очередная новинка, которая будет привлекать теперь внимание многих и многих физиологов, а эти колебания обязательно предполагают для себя принцип «все или ничего». Итак, для того чтобы подтянуть биологические факты к этим зависимостям, нам нужно обеспечить «все или ничего». Вот типичные примеры принципиальной и теоретической защиты принципа «все или ничего» как такового.

Фактическим затруднением продолжает быть то обстоятельство, что сам классический представитель физиологической активности по принципу «все или ничего» — сердце — воспроизводит монотонную ритмику действия отнюдь не всегда и не безусловно, но специально в тех условиях, когда в нем организуется механизм экономики действующего насоса, тогда как в других условиях то же самое сердце может развивать возбуждения и механизмы существенно другого интервала во времени и другого практического значения. В таком случае периодика, имитирующая «все или ничего», в самом сердце есть лишь частная форма активности, предполагающая для себя особые условия, но это — не исходный «универсальный» принцип.

Что касается нашего *принципиального* возражения, то, как мы сказали выше, оно опирается на критику и отрицание того представления о физиологическом покое, которое молчаливо предполагается законом «все или ничего». Само собой понятно, однако, что мы оказались бы в нашей критике в довольно странном положении, если бы удовольствовались отвлеченным отрицанием физиологического покоя в абстрактном применении этого слова. Критика должна быть довершена отчетом в том, в чем же заключается *конкретный*, *реальный физиологический покой*, когда есть вполне осязательные и практические основания для речи о нем уже не как об «оси абсцисс», не как об абстрактном нулевом уровне активности, но как о наглядном состоянии и физиологической функции.

Никому другому, как именно принципиальным критикам покоя как условного уровня для физиологических измерений, естественно и нужно заняться *физиологией покоя* как конкретного, исторически вырабатывающегося *отправления* в живом царстве.

III

В чем же действительный, данный нам в опыте физиологический покой и каково его место посреди прочих физиологических отправлений?

Если мы возьмем относительно легко сравнимые между собой зоологические формы, скажем — из класса рыб или из класса пресмыкающихся, то будем, по-видимому, вправе отметить довольно общее обстоятельство, а именно: относительно очень высокую неугомонность филогенетически более низких форм и относительно все бо́льшую способность удерживать длительное состояние покоя по мере перехода к филогенетически более

высокоорганизованным формам. Сравнительная физиология отмечает почти полную неспособность низших представителей рыбьего царства к поддержанию покойного состояния.[6] Подобно тому и в онтогенезе способность поддерживать покойное состояние вырабатывается постепенно, по мере развертывающейся организации животного. Вместе с тем мы знаем, что и сам обмен веществ тем более деятелен и тем более зависим от ближайших физических и химических условий среды, которая окружает маленький организм, чем филогенетически и онтогенетически ниже этот последний.[7] С некоторой степенью приближения можно сказать, что неугомонность двигательного поведения низшей формы является отражением неугомонно высокого обмена веществ, от которого животному нет покоя, тем более что обмен веществ в своих скоростях очень тесно зависит у этих форм от текущих ближайших физических условий среды.[8] Для того чтобы от времени до времени обеспечить себе паузу покоя, рыба принуждена нарочито ограждаться от влияний среды, уходить на большие глубины, зарываться в ил, по возможности ограничить или прекратить рецепцию, обеспечить себе обстановку спячки или летаргии, замедлив до крайности и самый обмен веществ.

Другое дело форма с организацией, более высокой филогенетически и отногенетически. Сопоставьте с неугомонным поведением рыбьей мелочи в наших лесных речках удивительное поведение крупной щуки, как мы застаем его, например, при лучении. Подводный хищник может сохранять такую неподвижность, что неопытный глаз легко может смешать его с палкой или с попавшим под воду корневищем. Вместе с тем щука несравненно более эмансипирована в своем обмене веществ и в своей жизнедеятельности от ближайших инсультов среды. При своей высокой способности длительно удерживать покой тела она продолжает быть бдительным наблюдателем перемен в своей среде. Когда Н. А. Рожанский описывал поведение ночной хищной птицы в состоянии усыпления, он отмечал в ней одновременно и покой и бдительную рецепцию,[9] бдительное сторожевое наблюдение. Это приблизительно то же, что мы видим у щуки. Но мы мало отдаем себе отчет в том, что способность длительно удерживать покой и способность острого наблюдения за средою является не просто совпадающими и сопутствующими признаками, но двумя сторонами одной и той же закономерности, увязанными между собой непосредственно.

Способность к удержанию покоя организуется постепенно в фило- и в онтогенезе. Физиологический покой — не само собой разумеющееся и с самого начала заданное физиологическое состояние, от которого оста-

---

[6] Van Rijnberk G. — Ergebn. Physiol., 1931, Bd 31, S. 615—622.

[7] Rubner M. Kraft und Stoff im Haushalte der Natur. Leipzig, 1909.

[8] Pütter A. — In: Bethe's Handbuch norm. und pathol. Physiol., Bd 1. Berlin, 1927, S. 382—401.

[9] Рожанский Н. А. О физиологии периодического сна и сноподобных состояний у позвоночных. — Совещ. по пробл. высш. нервн. деят. М., 1937, с. 13.

ется отправляться для измерения возбуждений, но это — плод сложной выработки и организации процессов физиологической активности. Способность к удержанию покоя у животного тем больше, чем более быстро и срочно животное способно заканчивать в себе возбуждение. Вместе с тем больше и способность переходить к раздельной рецепции одного короткого раздражения за другим в постоянной их смене в среде. Иными словами, чем тоньше способность раздельно и кратко заканчивать отдельные моменты возбуждения, тем выше способность и дифференциального восприятия среды в ее деталях. Чем выше лабильность нервных приборов, афферентных и эфферентных, тем острее различение в среде, тем отчетливее срочное заканчивание и смена текущих моментов активности, тем совершеннее и организованнее способность поддерживать позицию наблюдающегося покоя. Мы обычно не отдаем себе отчета в том, какое исключительное значение для хода развития органов и процессов рецепции животного играл момент, когда стала обеспеченной способность удерживать стационарно покойную, неподвижную позу. Лишь с этого момента животное приобретает возможность не просто смотреть, но рассматривать предметы, не просто слышать, но выслушивать, анализировать среду по звукам, определять расстояния до источников раздражения, развивать оптический и акустический анализ среды и событий в ней.

Итак, организация покоя есть вместе и организация аналитического исследования среды. И они делаются доступными для животного в особенности с того момента, когда вырабатывается способность мгновенного и срочного заканчивания возбуждения, которое началось или готово возникнуть.

IV

Надо обратить внимание на следующее характерное обстоятельство. Со времен еще Макса Рубнера нам известно, что с возрастанием животного и с увеличением массы его тела метаболизм в нем замедляется.[10] В то же время с фило- и онтогенетической дифференцировкой организма, рядом с общим замедлением метаболизма, протекает и дифференциация скоростей для отдельных тканей и реакций. Сокращение хронаксий и возрастание лабильности в нервных и в мышечных приборах по мере фило- и онтогенетического развития говорят о постепенном ускорении нервных процессов, укорочении интервалов возбуждения.

Итак, скорости метаболизма и *скорости процессов нервного возбуждения с фило- и онтогенетическим развитием характерным образом расходятся.* Они сдвигаются в разные стороны. Своего рода след и памятный продукт такого расхождения можно усматривать в разобщении во времени между пиком (нервным импульсом в тесном смысле слова) и запаздывающей метаболической волной (хвостом, следующим в нерве за им-

[10] Rubner M. Gesetze des Energieverbrauchs. Leipzig—Wien, 1902.

пульсом).[11] Вспомним, что первый столь характерно отличается весьма низким температурным коэффициентом, чрезвычайной выносливостью, эмансипированностью от ближайших химических влияний среды и от асфиксии. Напротив, вторая обладает типично химическим температурным коэффициентом, высокой чувствительностью к химическим влияниям, к наркозу и к асфиксии. Вместе с тем чем филогенетически ниже взятый под исследование нерв, тем менее пик отдифференцирован от метаболической волны и тем более нервный импульс сохраняет характер и неустойчивость последней.[12]

В последнее время целый ряд работ прекрасно демонстрирует постепенное сокращение хронаксий и, стало быть, возрастание лабильности в тканях позвоночного по мере онтогенетического развития.[13] Метаболизм тканей, говоря вообще, по мере развития и вырастания животного замедляется. Но и хронаксия, и лабильность непосредственным образом увязаны именно с пиком. Чем более он отдифференцировывается, чем бóльшую самостоятельность и эмансипацию приобретает, тем более обеспечивается срочная мгновенность нервной сигнализации, устойчивая краткость интервала возбуждения и высокая лабильность нервного прибора со всеми ее преимуществами, которые мы могли отметить у щуки по сравнению с пескарем. Наилучший и наиболее наглядный критерий высокой лабильности и заключается в том, насколько данной возбудимой системе доступна *срочная мгновенность реакции* в смысле ли перехода к возбуждению, в смысле ли возвращения к покою.

Теперь вопрос: кто же оказывается более физиологически лабилен — неугомонный, постоянно изменчивый пескарь или эта, такая «косная», неподвижная сейчас перед нами под водою, как палка, щука? Ведь если лабильность — *изменчивость*, то, пожалуй, именно пескарь в его неугомонной подвижности заслуживал бы наиболее квалификации высоколабильного существа!

После всего сказанного для нас ясно: физиологическая лабильность — это по преимуществу *упругая настойчивость срочного и повторительного возвращения к исходному состоянию*. Мы говорим, что представителем наиболее высокой физиологической лабильности является нервный про-

[11] Amberson W. R. — Am. J. Physiol., 1929, v. 90, p. 265; Amberson W. R. A., Downing A. C. — J. Physiol., 1929, v. 68, p. 19; Schmitt F. O., Gasser N. S. — Am. J. Physiol., 1931, v. 97, p. 558; 1933, v. 104, p. 320.

[12] Heinbecker P. — Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 1930, v. 27, p. 497; Winterstein H. — Verhandl. Intern. XIV Kongr. Physiol., 1932, S. 264; Cowan I. S. — J. Physiol., 1933, v. 77. p. 27; Березина М. П. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, с. 283; Березина М. П., Фенг Т. П. — J. Physiol., 1933, v. 77, c. 111; Schaefer E. A. — Ergebn. Physiol., 1934, Bd 36, S. 151, 223—229.

[13] Вул И. М. Функциональные особенности нервно-мышечной системы в онтогенезе. Дис. Ленингр. ин-т мозга, 1935; Клаас Ю. А. Возбудимость нервно-мышечного прибора в процессе развития. — I совещ. биогруппы АН СССР. М.—Л., 1937; Худорожева А. Т. Изучение тономоторного эффекта в онтогенезе. — Там же; Рябиновская А. М. Изучение функции скелетной мышцы в онтогенезе. — Там же.

водник высшего позвоночного животного. И мы говорим, что лабильность его равна 500. Что это значит? Это значит, что еще 500 раз в секунду нервный ствол высшего животного успевает возбудиться и столько же раз вернуться к исходному состоянию. «Пятьсот раз сбей с пути и пятьсот раз встанет опять на него» — вот величайшая настойчивость действия и в то же время величайшая физиологическая лабильность. Оттого щука и обеспечивает себе столь совершенный покой точного наблюдателя и отчетливо-срочного деятеля, что она обладает уже высоколабильною нервною системою. Именно в силу обстоятельства, что высшее позвоночное успевает выработать в тонкой микроархитектуре тканей деликатно дифференцированные поляризационные механизмы, на которых может развиваться высокая ритмика неутомимых пиков, организму позвоночного в целом становятся доступными как наиболее быстрая нервная сигнализация между центрами внутри организма, так и организация оперативного покоя и высокая отчетливость срочных, быстро завершающихся поступков.

Только с того момента, как открывается возможность срочного сигнализирования центров на периферию и обратно, появляется впервые возможность вдруг замирать по поводу мгновенного шороха, для того чтобы вслед за тем еще лучше овладевать окружающей средой, или срочно перейти опять к работе, чтобы нападать или, наоборот, чтобы уклониться от нападения.

Весьма понятно также исключительное значение как организации покоя, так и потребной для его обеспечения высокой степени лабильности нервной системы для новообразования и обилия временных связей и условных рефлексов. Заманчивая экспериментальная тема: организация оперативного покоя в животном в его влиянии на скорость новообразования и изобилие рецептивных синтезов в окружающей среде.

V

Фило- и онтогенетическая организация оперативного покоя, как мы описали его до сих пор, достигается двумя путями: она достигается и тем, что возрастает способность быстрого повторительного возвращения субстрата к покою (быстрого заканчивания возбуждений); достигается она и тем, что более или менее значительно повышаются пороги возбудимости субстрата по поводу раздражающих влияний среды. В первом случае дело идет о том, чтобы повысить количественно упругую настойчивость ткани в возвращении к исходному состоянию, т. е. число возможных возвращений к нему в единицу времени. Во втором случае дело идет о том, что требуются все более значительные концентрации химических реагентов и более значительные величины физических воздействий, для того чтобы вызвать возбуждение в возбудимой системе.[14] Иными словами, оператив-

[14] Lucas K. — J. Physiol., 1908, v. 37, p. 459; Höber R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Aufl. 6. Leipzig, 1926, S. 779.

ный покой животного обеспечивается и тем, что для возбуждения требуется все более значительное воздействие раздражителя, и тем, что ускоряется возврат от однажды возникшего возбуждения к исходному состоянию.

Эти два пути обеспечения физиологического покоя не стоят в противоречии один к другому и, очевидно, могут с большой выгодой практиковаться одновременно. Сплошь и рядом может быть выгодно для животного и не чрезмерно повышать пороги возбудимости и не чрезмерно ускорять протекание возбуждений. Поэтому ткани и организм в целом обеспечивают себе оперативный покой одновременно и путем относительного снижения возбудимости в своей среде, и путем повышения своей лабильности. Иными словами, характеристическое время раздражения τ, требующееся для того, чтобы вывести возбудимый субстрат из состояния равновесия, сокращается одновременно и оттого, что уменьшается площадь It — количество электричества, которое должно быть развито раздражителем для осуществления возбуждения, и оттого, что возрастает R — пороговая величина раздражителя, требующаяся для начала возбуждения:

$$\tau = \frac{It}{R}.$$

Органы и ткани, омываемые гуморальной средой, можно сказать, постоянно плавают в раздражителях. Также и организм в своей среде постоянно окружен все вновь и вновь притекающими к нему раздражающими влияниями. В ответ на такое «длительное раздражение» наиболее вероятным и естественным состоянием надо ожидать и «длительное возбуждение»! Физиологически более загадочны выработка в клетке и органе организованного ограничения возбуждений и организация рефрактерного состояния. Вот почему еще Магнус предполагал специально нейрогенное возникновение рефрактерной фазы в гладкой мускулатуре кишки, которая сама по себе способна и к стационарному возбуждению.[15]

Итак, если более высоко организованное животное оказывается способным поддерживать в себе в широких пределах состояние покоя в области непрестанно действующих и все обновляющихся раздражителей, то это — биологическое достижение, опирающееся на два параллельных признака: на возрастание лабильности и на повышение порогов возбудимости! В обоих случаях дело идет *не о пассивном покое бездействия, но о специальном ограничении акта возбуждения.* Для тканевого субстрата и для животного в целом выгодно ограничить свою индифферентную, безразличную впечатлительность к разнообразнейшим раздражителям среды, дабы обеспечить специальную, избирательную возбудимость от определенного разряда внешних факторов. И так же выгодно ограничить во времени каждый отдельный приступ возбуждения, дабы обеспечить его повторяемость или переходы к другим возбуждениям в течение единицы времени.

---

[15] Magnus R. — Pflüg. Arch., 1904, Bd 102, S. 123, 349; Bd 103, S. 515—525.

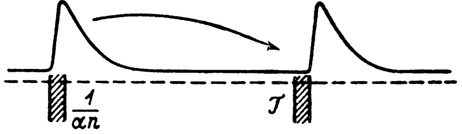
Само усваивание ритма[16] раздражителя в живом субстрате есть одновременно и возрастающая дееспособность ткани под влиянием действующего раздражителя, и возрастающая способность субстрата к упругому возвращению в исходное состояние полной готовности к работе. *Возрастающая дееспособность и возрастающая способность к оперативному покою — это две стороны одного и того же биологического достижения.* Оперативный покой есть готовность к действию, могущая устанавливаться на различные степени высоты. Более высоко организованная способность к оперативному покою вместе и более организованная, срочная готовность к действию.

Теперь, после чисто биологического освещения проблемы физиологической лабильности, на одну минуту коснемся абстрактной стороны вопроса. Я воспользуюсь для этого тем, как Лапик в бытность свою у нас в 1935 г. осветил отношение между параметрами лабильности и хронаксии. С любезностью и точностью француза Лапик начал с того, что написал на доске две даты: 1892 и 1902. Первая — это дата исходной работы Н. Е. Введенского о параметре лабильности n. Вторая — это дата рождения на свет параметра хронаксии τ. В первом приближении параметры эти связаны между собою выражением

$$a\tau = \frac{1}{n},$$

где a есть множитель пропорциональности, а n — число отдельных возбуждений, которые могут быть осуществлены без трансформации в секунду данною однородною тканью.

Отсюда хронаксия $\tau = \frac{1}{an}$, причем a может рассматриваться как приближенная размерность отдельного интервала возбуждения данной ткани в ее хронаксиях.[17]



Реакция привыкания инфузорий к раствору мышьяка.

Чтобы дать себе несколько более наглядный отчет в живой связи между хронаксией и лабильностью, как бы она практически ни осложнялась для специальных случаев, мы обратим, со своей стороны, внимание на то, что хронаксия характеризует собой время новообразования заряда на новом месте ткани впредь до начала возбуждения в нем под заряжающим влиянием предыдущего тока действия, тогда как лабильность характеризует собою время развития самого этого тока действия в данной ткани в текущих условиях (см. рисунок). Между предшествующим интер-

---

[16] Ухтомский А. А. Усвоение ритма в свете учения о парабиозе. — Труды III Всес. съезда физиологов. М., 1928, с. 104—106; Собр. соч., т. 2, с. 33—34.

[17] Lapicque L. Sur la labilité de Wedensky et la chronaxie. — В кн.: Пробл. биол. и мед. Сб., посвящ. Л. С. Штерн. М., 1935.

валом разряжения субстрата на одном месте и последующим интервалом зарядки его на новом месте должна существовать согласованность, пока воспроизведение импульсов возбуждения на новых и новых местах ткани идет без перебоя. Сотрудники Эббеке нашли, что хронаксия нерва приблизительно в 1.5 раза превышает в норме продолжительность восходящего колена тока действия.[18] Время рождения тока действия (пик) в участке осуществившегося возбуждения и время подготовки и возникания под действием этого тока действия нового возбуждения на соседнем месте той же ткани должны отвечать друг другу. Это соответствие подвижно. В известных пределах оно колеблется, не нарушая еще проведения импульсов, не внося трансформации и блока. При определенных соотношениях параметров лабильности в двух соседних участках проводящей системы в этой последней наступает торможение и блок при переходе с одного участка на другой.

VI

Вот теперь могли бы возникнуть, пожалуй, возражения нам в том смысле, что и мы сами говорим здесь о постоянстве амплитуд токов действия в изопериодической возбудимой системе,[19] пока она проводит импульсы гладко и без трансформации. Не утверждаем ли мы здесь все того же закона «все или ничего» для проводящей системы нерва, мышцы или рефлекторной дуги? Остановиться на минуту на этом вопросе, может быть, довольно важно методологически, чтобы уяснить основной мотив этого «закона» и наших на него возражений. Правильная и монотонная ритмика сердечного насоса, или выкачивания из клетки созревающего секрета, или процесса оксидоредукции, или возбуждения в мышце и нерве весьма понятны в своей экономии и рабочем значении. Самым энергичным, продолжительным и усердным давлением во всю силу на рычаг насоса, накачивающего воду в жолоб, не достигнуть непрерывной струи, которая легко и без труда обеспечивается периодическим покачиванием того же рычага! Но тем не менее эта правильная и монотонная ритмика попорционной активности есть не исходный «закон» и не «универсальный принцип» возбуждения в тканях и органах, но физиологическое достижение, организующееся на определенных условиях из тех же элементов механизма, которые в другой комбинации служат организации также и оперативного покоя в более высоко дифференцированных тканях. Постоянство амплитуд возбуждения и правильная ритмика их в изоритмической проводящей системе — очевидно, не исходный и безусловный закон, если мы говорим о них, что они имеют место, «пока система прово-

---

[18] Schmitz W., Schaefer H. Ladekurve, Ladezeit und Latenzzeit. — Pflüg. Arch., 1933, Bd 233, S. 229.

[19] Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. — Собр. соч., т. 2. Л., 1934, с. 145.

дит импульсы гладко и без трансформации». Со времени Н. Е. Введенского мы утверждаем закон в том, что проводящая физиологическая система дает место трансформации ритмов возбуждения, их блоку и торможению именно постольку, поскольку она способна изменять в себе интервалы активности на местах, возвращаться к филогенетически и онтогенетически более примитивной форме возбуждения, затяжного и даже стационарного.[20]

Правильная и монотонная по амплитудам действия ритмика есть, по нашим взглядам, не исходный закон «все или ничего», но условное правило, которое в одной и той же возбудимой системе то более или менее осуществляется, то нарушается не менее закономерно, в меру изменения текущей лабильности в элементах системы. Со своей стороны я готов был бы согласиться с тем пониманием правила «все или ничего», которое развивает Н. А. Рожанский. Он говорит, что это — «не принцип, а механизм». Будем исходить из классического представления о механизме, предложенного в работах Рело.[21] Механизм достигается из элементов своего построения в тот момент, когда он становится полносвязным, т. е. когда ему остается лишь одна степень свободы. Механизм задан не сразу, он делается из своих элементов, которые бывают и без него. Вот так и механизм монотонной периодики возбуждения ткани задан в ней из элементов ее активности при определенных условиях, прежде всего при определенных скоростях элементарных химических и физических реакций, тогда как из тех же элементов активности ткани могут слагаться затем и другие механизмы, например трансформации и торможения текущих ритмов. Они ведь тоже вполне полносвязны в моменты своего наступления. Совершенно так же говорим мы о механизме физиологического покоя, который не задан в точке отправления возбуждения, но делается и организуется в тканях по мере дифференцировки и развития их активности.

До сих пор мы имели в виду в особенности оперативный покой в тканях и в организме, служащий столь важным организующим условием для бодрственного направления высшего животного. Спрашивается, не начинается ли «бодрственное» поведение животного, заслуживающее своего имени, лишь с момента, когда становится доступным оперативный покой с бдительным наблюдением и с высокой готовностью действия? Заслуживает ли имени «бодрственного поведения неугомонная подвижность новорожденного? В. М. Бехтерев имел основание для сближения ее с состоянием диффузного полусна.[22] Это может звучать как парадокс, но это, по-

[20] Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. — Собр. соч., т. 4. Л., 1935, с. 122—132.

[21] Reuleaux F. 1) Teoretische Kinematik, Bd 1. Braunschweig, 1875; 2) Die praktische Beziehungen der Kinematik, Bd 1. Braunschweig, 1900.

[22] Бехтерев В. М., Щелованов М. Н. К обоснованию генетической рефлексологии. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 116.

видимому, отвечает действительности, что условия для развития бодрственного состояния начинаются в особенности с организацией оперативного покоя.

Что касается теперь сна взрослого человека, то сосредоточение его на определенное число часов в сутки с более или менее резким отграничением от часов бодрственного поведения стоит в непререкаемой связи с созреванием нервной системы, с достижением в ней более высоких степеней лабильности и соответственно с возможностью обеспечить состояние оперативного покоя. В последнее время школа И. П. Павлова выдвинула блестящие доклады с новинками по физиологии сна.[23] Пересматривается в особенности вопрос о том, в каких участках центральной системы сосредоточиваются те тормозящие процессы, которые предположены в основе сонного состояния покойным Иваном Петровичем.[24] Со своей стороны мы давно связывали сон теплокровного животного с блоком афферентных импульсов в уровнях межуточного мозга, прежде чем эти импульсы достигнут коры полушарий. Сейчас для нас интересно в особенности следующее. Сон взрослого теплокровного имеет немало таких черт, которые говорят о его сродстве со способностью организма к оперативному покою, о котором мы говорили выше. Но в то же время сон имеет для себя, по-видимому, еще и гораздо более глубокие филогенетические корни в тех летаргических состояниях, которые обеспечивались более примитивным, менее лабильным и неугомонным формам нарочитой изоляцией от раздражителей среды, например опусканием на дно, зарыванием в ил и т. п. В связи с этим сон взрослого имеет довольно сложную природу. Но так или иначе он связан и должен быть связан с изменением лабильности в проводящих центральных системах. Счастливый случай сотрудничества нашего работника П. А. Киселева с представителем павловской школы Ф. П. Майоровым привел к важному открытию, что у человека погружение в сон связано с выразительным снижением лабильности и субординационным удлинением хронаксий в мускулатуре конечностей.[25] Здесь мускулатура отражает в себе соответственные изменения лабильности в центрах, эти сдвиги лабильности и хронаксии при погружении в сон, с нашей точки зрения, — не простые спутники или смежные детали сонного состояния, но *факторы* его наступления! Со сдвигами лабильности в центрах мы имеем перераспределение возбуждений в центральных путях и перестройку на новый тип нервного поведения, который мы называем сном.

---

[23] Красногорский Н. И. Проблема сна и его расстройств. — Совещ. по пробл. высш. нервн. деят. М., 1937, с. 5.

[24] Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М.—Л., 1927, с. 218.

[25] Киселев П. А., Майоров Ф. П. Хронаксия как метод исследования динамики сонного торможения у человека. — Совещ. по пробл. высш. нервн. деят., с. 55.

VII

Когда я спрашиваю себя, откуда могла получиться некоторая несогласованность в понимании лабильности, которая имеется в школе И. П. Павлова, с одной стороны, и у нас — с другой, то, мне кажется, источник недоразумений довольно ясен, так что его нетрудно было бы и избежать. А избежать надо, ибо последствия несогласованности велики! Дело, помоему, вот в чем. Когда физиологическую лабильность или функциональную подвижность начинают отождествлять с изменчивостью действующего субстрата, то, сознательно или нет, исходят по привычке из самых простых мономолекулярных химических реакций и тогда довольно естественно наибольшую изменчивость исходного агента приписывают его наибольшей активности в отношении среды. Устойчивость же агента оценивается тогда, естественно, как косность. Чем удобнее и настойчивее он удерживает свое исходное состояние, тем менее деятелен и более косен! Однако в жизнедеятельности организма и биохимической динамике решительно преобладают и становятся типичными в особенности сложные сопряжения реакции и обратимые циклы реакций. Здесь удержание исходного состояния оказывается сплошь и рядом выражением отнюдь не косности, но нарочито энергичной и ускоренной химической и физико-химической активности, обеспечивающей высокую, быструю и чистую обратимость в исходное состояние! Как видим, в этом случае, в особенности типичном в физиологии, высокая лабильность субстрата будет условием не изменчивости, но как раз упругой настойчивости исходного направления работы. Напротив, удобоизменчивость субстрата в физиологии означает часто его относительно низкую организованность, сложную массивность действия, если не косность, то вялую медленность реакции, большую инерцию, низкую лабильность и индифферентную впечатлительность к окружающим раздражителям

В границах так называемой экстрапирамидальной системы реакции характеризуются низкими порогами, медленны, отличаются длительностью и инерцией действия; вместе с тем их изменчивость незаметными нюансами переходит в пластичность. И вместе с тем мы имеем все основания приписывать именно этой системе низкую лабильность.

В каждом отдельном конкретном случае надлежит определить, опираясь на фактическое исследование текущего параметра лабильности в данном субстрате, отчего происходит отсутствие видимой реакции, т. е. вообще видимых изменений в нем, в ответ на наше приближение к нему с нашими раздражителями. Отсутствие заметного впечатления и реакции по поводу нашего раздражителя может происходить и оттого, что животное с высокой бдительностью поддерживает в себе исходное состояние наибольшей готовности к реакции и наибольшей рецептивности к происходящим раздражениям. Это — оперативный покой щуки, доступный лишь относительно высоко лабильной рефлекторной системе этого животного. Но отсутствие заметной реакции может происходить и от под-

линной косности, от очень упавшей лабильности физиологического субстрата. В состоянии летаргии и сна, в которое впадает животное после того, как его органы рецепции оказались закупоренными от внешних воздействий в течение достаточного времени (оттого ли, что животное зарылось в донный ил, оттого ли, что организовался блок афферентных импульсов на центральных путях в коре), наступает фактически падение лабильности в возбудимых системах, временная действительная косность и вместе с тем склонность к податливой пассивной изменчивости, которую мы отмечаем то как пластический тонус, то как каталепсию, то как восковатость физиологического субстрата.

Учеников Н. Е. Введенского не могло не радовать, что понятие физиологической лабильности, столь центральное для нас, стало получать практическое применение в дорогой нам всем школе И. П. Павлова. Это значило, что еще в одном важном пункте прекращается наша изолированность. Со своей стороны я всегда был глубоко убежден в том, что нигде в такой степени, как именно на идеологических путях и в концепциях Н. Е. Введенского, не найти более близких и естественных ключей для анализа тех сложных закономерностей возбуждения и торможения, которые открыты в лабораториях И. П. Павлова. Одно время казалось, что пути Введенского начинают в самом деле приобретать свое место и применение в исканиях павловцев. Конечно, лишь привходящие недоразумения и случайные мотивы могли помешать дальнейшему углублению этого признания и сотрудничества двух советских школ!

Сейчас по поводу параметра лабильности я имел случай показать пример того, как могут возникать недоразумения в теоретическом и практическом применении терминов Н. Е. Введенского и как нетрудно в них разобраться, чтобы их устранить. Конечно, мы очень заинтересованы в том, чтобы наши понятия и параметры употреблялись с точностью, дабы не было опасности, что от употребления они будут стираться и терять силу. Я лично от всей души приветствовал бы согласную работу с учениками И. П. Павлова, но согласие должно быть свободным от соглашательства. Школа И. П. Павлова драгоценна для нас, мы ее горячие поклонники, но мы ищем не соглашательства с нею, а глубокого внутреннего согласия, к которому мы, конечно, придем.

В заключение остановлюсь еще на одном примере возможных недоразумений относительно концепций Н. Е. Введенского. Основная проблема, поставленная Введенским, — это проблема генезиса акта торможения из процесса возбуждения. Развивая эту проблему, мы полагаем свою задачу в том, чтобы для каждого отдельного случая торможения выяснить историю его возникновения из возбуждения. Между тем я имел случай недавно услышать, что в школе И. П. Павлова концепция Н. Е. Введенского об однородности возбуждения и торможения признается в том смысле, что торможение и не может быть без возбуждения, а возбуждение не может быть без торможения, ибо они всегда предполагают друг друга, как плюс и минус или как два полюса, вообще как две стороны,

которые и не могут существовать одна без другой! Я должен сказать, что не только в этой передаче нет концепции Введенского, но эта передача просто снимала бы с очереди проблему Введенского о генезисе торможения из возбуждения. Ибо зачем еще какая-то особая и закономерная история переходов от одной противоположности к другой, когда одна из них сразу и тотчас предполагает другую и не может быть без нее? Чего еще разыскивать историю и особые законы во времени для эволюции торможения из возбуждения, когда их единство дано с самого начала? Очевидно, впрочем, что речи о всегда данном и независимом от времени единстве возбуждения и торможения не имеют ничего общего с Н. Е. Введенским и представляют собой всего лишь чистый гегелизм, тогда как нас занимает материальный, во времени совершающийся процесс преобразования возбуждения в торможение и обратно. Не из логической противоположности стимула и тормоза строим мы абстрактную догадку об их единстве по Гегелю, но из вполне наглядных переходов физиологической стимуляции в торможение мы убеждаемся в родовом и генетическом единстве этих противоположных действий физиологического субстрата. Дело идет о своеобразных и содержательных законах фактического движения, «переходов, переливов» от одной противоположности в другую, которые Маркс противопоставлял движению понятий в абстрактной диалектике. Я не сомневаюсь, что для И. П. Павлова соображения абстрактной диалектики служили стимулом столь же мало, как и для Н. Е. Введенского.

Для Н. Е. Введенского и его школы проблема торможения есть проблема эволюции этого состояния из возбуждения в микроинтервалах времени в зависимости от того, как изменяется параметр лабильности для различных тканей в истории их развития.

ПРОБЛЕМА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБИЛЬНОСТИ [1]

Весною 1932 г. с этой кафедры я выступал с докладом на тему о «стационарном возбуждении». По тому времени имело боевое значение и было нужно выдвинуть из нашей проблематики в особенности эту концепцию длительного местного возбуждения в противовес тому, тогда еще общепринятому представлению школьной физиологической доктрины, согласно которому возбуждение характеризуется, вообще говоря, мгновенностью протекания и для каждой отдельной ткани постоянством периода с подчинением правилу «всё или ничего». Нам надо было преодолеть эту теорию с постоянностью периода и с «все или ничего», чтобы расчистить путь для нашего параметра переменной лабильности в тканях, изменениями которого определяется однозначно переход от возбуждения к торможению и обратно в конечном эффекте. В своем учении о переменной

---

[1] Доклад на Юбилейной сессии, посвященной 120-летию Ленинградского университета (Л., 1939). — Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 167—171. — *Прим. сост.*

лабильности, или об относительной функциональной подвижности физиологического субстрата, мы рассматриваем монотонную периодику мгновенных последовательных импульсов возбуждения лишь как крайний случай ряда, на другом конце которого имеет место неколебательный процесс стационарного возбуждения.

Итак, еще недавно, в начале этого десятилетия, приходилось отвоевывать дорогу для исходного и принципиального положения университетской школы. Переменная на ходу реакции лабильность взаимодействующих возбудимых систем как определяющий аргумент для содержания текущих реакций, слагающихся в этих системах, — это, конечно, главенствующая и ведущая концепция в построениях Н. Е. Введенского. И вот, в то время как эта концепция в наши дни все еще так молода, что ее приходится пропагандировать с немалыми затруднениями, я хочу воспользоваться юбилейными днями нашего университета, чтобы показать, что истоками своими проблема лабильности коренится в истории нашей университетской физиологии очень давно, чуть ли не с первых лет жизни нашей физиологической кафедры. Обозревая пройденные годы, можно получить впечатление, что проблема физиологической лабильности успела приобрести в ленинградской университетской физиологии значение научной традиции, пережившей весьма интересную историческую эволюцию, хотя в известной степени и разрывную. В то время как классическая физиология возбуждения со времен Гельмгольца и Бернштейна и еще долго потом занималась разносторонним изучением отдельной волны возбуждения, профессор нашего университета И. Ф. Цион в 1869 г. проявил замечательную инициативу, направив мысль в особенности на оценку физиологического возбуждения как ритмического волнового ряда. Отсюда в следующий момент блестящая гипотеза, что физиологическое торможение может быть понято как продукт взаимодействия ритмических импульсов возбуждения по типу интерференции. Эта схема физиологической интерференции при всем том, что она потребовала в будущем радикального критического пересмотра, содержала в себе in nuce [2] перспективы будущего учения о лабильности как индексе, способном определять ход физиологической реакции.

В 1881—1882 гг. проф. И. М. Сеченов, основатель нашей физиологической кафедры, описал ритмические потенциалы относительно очень длинных периодов, развиваемые ганглиозными образованиями продолговатого мозга в темп дыхания. Эти относительно очень протяженные во времени последовательные возбуждения центров могли отчетливо тормозиться нервными импульсами с афферентных нервных ветвей.

В следующий затем момент, когда в 1883 г. молодой Н. Е. Введенский открыл телефоном фактические ритмы возбуждения в нервном проводнике, факты И. М. Сеченова станут проводниками к очередной проблеме:

---

[2] в орехе, внутри, т. е. самое существенное (*лат.*).

каким образом высокие ритмы возбуждения в нервном проводнике могут влиять на медленно развивающиеся приступы возбуждения в центрах, перерабатывая и затормаживая их. Это уже прямая прелюдия к дальнейшим работам Н. Е. Введенского.

Если истоки проблемы физиологической лабильности считать с гипотезы Циона, давность нашей проблемы достигает уже 74 лет. Если считать их с возобновления вопроса при И. М. Сеченове, давность будет в 57 лет. Если, наконец, считать с момента первой точной формулировки Н. Е. Введенским проблемы функциональной подвижности как ближайшей задачи метрической физиологии, давность будет в 47 лет. Действительно, плодотворное понятие, способное вести и направлять научную мысль, созревает постепенно, с трудом, и требует времени для своего оформления. В 1892 г. Н. Е. Введенский впервые дал точную формулировку понятию и проблеме лабильности. Лабильность превратилась в параметр, выражаемый числом токов действия, успевающих в текущих условиях уложиться в данной возбудимой системе в единицу времени. Проводящая цепь из звеньев различной и переменной лабильности: нерв→мышца, нерв→мионевральная пластинка→мышца, нерв→нервный центр→исполнительный нервный путь→мышца. Вот те механизмы, которые были хорошо охарактеризованы Н. Е. Введенским при помощи параметра лабильности. Разнообразными приемами наблюдения выяснено значение малоподвижного посредника как фактора торможения. Выяснились области и участки, характеризующиеся более или менее легко изменяющейся лабильностью. Как следствия отсюда практически предсказывались в исполнительных органах как крайние случаи реакций возбуждения и торможения, так и переходные реакции от торможения к экзальтации и обратно.

И вот, при всем том, что проблема лабильности имеет у нас за своими плечами такую историю, при всем том, что она достигла совершенной отчетливости в критериях и в постановке исследовательских задач, нам приходилось, как мы видели, и до сих пор усиленно отстаивать и пропагандировать текущие задачи и очередные перспективы этого столь основного и принципиального направления ленинградской университетской физиологии. Из самих воспитанников Н. Е. Введенского и его университетской школы всегда был и продолжается ежегодный отсев многих и многих, отходящих на сторону. Конечно, этот отсев в значительной степени зависел и зависит от того, что не хватало инструментальных средств, для того чтобы посадить единовременно большее число работников за наши тонкие измерительные задачи.

Но сверх того для многих и многих было побуждением к переходу на более популярные ходячие схемы то обстоятельство, что учение о переменной лабильности ставило перед рядом очередных неожиданных и трудных проблем там, где с точки зрения общепринятых и школьных схем все представлялось просто и ясно. Людям так свойственно успокаиваться на том, что им кажется ясно! Оставался на путях и на задачах

Введенского лишь обладавший настойчивым исследовательским темпераментом, не спешащий пожинать упрощенные успехи.

По сравнению с общепринятыми доктринами и школьными схемами наш путь казался излишне трудным, потому что он ставил мысль перед рядом парадоксов и противоречий, частью кажущихся, частью таких, которые в самом деле не могут быть разрешены с точки зрения традиционных теорий и представлений.

Сейчас я укажу некоторые примеры тех загадок и парадоксов, перед которыми ставит нас наш путь. Ганглиозная клетка обладает интервалом возбуждения, более или менее значительно превышающим продолжительность импульса возбуждения в нервном проводнике. И, однако, при соблюдении определенных условий рефлекторная дуга оказывается способною как-то передавать довольно высокие ритмы возбуждений, задаваемых ей с нервного проводника для передачи на пути эфферентные. Это говорит о том, что стационарно возбужденный участок может в известных условиях как-то воспроизводить в себе и передавать далее задаваемые ему частые ритмы. Приходится признать, что медленно возбуждающиеся и стационарно возбужденные малоподвижные участки бывают как-то способны подчиниться высокому ритму, проводя через себя и перебрасывая его на исполнительные пути. Нервной клетке может быть как-то навязан ритм, более или менее далеко превышающий ее текущую лабильность. Однако та же клетка, прежде чем она окажется способной усвоить задаваемые ей высокие ритмы, отчетливо ими тормозится в порядке «пессимума частоты».

Мы имеем перед собою здесь весьма любопытный случай физиологического торможения, получающего применение в нервной координации, которое было бы естественнее всего назвать «переходным торможением». Эту динамику переходных эффектов от торможения к возбуждению при прочих равных условиях нельзя понять без допущения, что лабильность проводящего субстрата изменяется на ходу реакции под действием тех самых импульсов, которые претендуют на проведение к исполнительным органам.

Еще другой, для общепринятой теории загадочный пример. Если малоподвижному звену после достаточного ряда повторительных импульсов навязать некоторый ритм деятельности R_1, то в этом новом состоянии изучаемое звено будет способно подчиняться новому ритму R_2 со значительно бо́льшим сопротивлением, чем было бы при отсутствии предварительно усвоенного ритма R_1. Ранее усвоенный ритм деятельности R_1 будет тормозить вновь вводимый ритм R_2 и в свою очередь им тормозиться, пока субстрат будет втягиваться в этот новый ритм R_2.

Этот очень типичный случай естественно назвать «встречным торможением» и «сопряженным торможением», поскольку он приоткрывает нам природу тех торможений, которые сопрягаются с доминантными установками центров.

С точки зрения классической теории эти зависимости остаются загадочными. Они говорят о том, что малолабильная система, обладающая значительной инерционностью действия, усвоив навязываемый ей ритм колебаний, склонна удерживать его также со значительной инерцией, противопоставляя его на данное время другим, вновь приходящим ритмам, которые в других условиях усвоились бы легко. Невозможно понять эти явления, если не допустить относительной лабильности физиологического субстрата, переменной на ходу реакции.

Для стороннего наблюдателя, держащегося классической теории, закономерности, отмечаемые Н. Е. Введенским и его школой, представляются почти не связанными между собой, отдельными рядами «феноменов», более или менее любопытных, часто парадоксальных, представляющих своего рода физиологические загадки. Их принято относить преимущественно к разряду тех замысловатых комбинаций, которые могут добываться в искусственной обстановке лабораторий, вдали от той области, в которой протекает нормальная физиологическая жизнедеятельность. Поэтому «нормальная физиология» в медицинском смысле слова может, казалось бы, мало беспокоиться по поводу вопросов и построений Введенского и его школы, придерживаясь по-прежнему классической теории!

Напоминаю вкратце основные феномены, связанные с именем нашей школы. Это — оптима и пессима частот и сил раздражения, т. е., говоря современным языком, «потолок частот и сил физиологической стимуляции» (1886). Затем пресловутое «тетанизированное одиночное сокращение» — своего рода живое противоречие общепринятой теории суперпозиции (1886). Далее — инерционное настаивание возбудимой системы на сложившемся в ней ритме, трансформации вновь приходящих ритмов применительно к ритму, сложившемуся до этого (1901—1903). Раскачивание малоподвижных систем на высокие ритмы, задаваемые совне; навязывание возбудимой системе ритмов извне (1927, 1928). Перестраивание реакции в системе предыдущим порядком ее раздражения; подготовка доминирующих направлений реакций предварительными ритмическими влияниями на центры независимо от «силы» действующих центров (1904, 1923).

Одно из замечательных явлений среди тех, что были установлены у нас, — это подкрепление определенного направления реакций в особенности относительно слабыми толчками возбуждений при условии, что эти толчки ритмованы в течение достаточного промежутка времени. Несильные и даже слабые, но ритмованные импульсы оказываются способными перестроить и подчинить своему ритму возбуждение в других, хотя бы в мощных участках нервной системы. Отсюда — самостоятельное и принципиальное значение ритмования стимулов для преобладания определенной реакции среди прочих.

Приведенные факты, представлявшиеся особыми, разрозненными случаями стороннему наблюдателю, принципиально увязаны между собой в глазах нашей школы: предыдущие из них наводили нас на нахождение

последующих. Для нас дело было не в интересных «феноменах», но в той новой принципиальной концепции, которая наводила на их открытие и для которой первым теоретическим приближением служит учение о парабиозе.

Когда приходится в дидактических целях искать достаточно простую и наглядную модель, которая выразила бы в обобщенном виде основные факторы физиологической лабильности, которыми определяются однородно изложенные феномены возбуждения, то, я думаю, наилучшая модель получается применительно к представлениям Гофмейстера и Михаэлиса о «химической организации» протоплазмы и клетки. Множественная, гетерогенная, многоячеистая физико-химическая система, подобно гальваническому элементу, способна производить и поддерживать долго определенную работу при том условии, что в ее частях и между ними заложены определенные скорости и сроки отдельных реакций и их выходов. Такая налаженная химическая организация сопряженных реакций становится перед кризисом всякий раз, когда будет так или иначе ускорена или замедлена одна из входящих в нее промежуточных реакций. Разорвется ли цепь сопряженных реакций оттого, что одна из них чрезмерно ускорена. Или вслед за ускорением одной постепенно втянется в новый темп деятельности вся совокупность сопряженных реакций? На переходах мы будем иметь экстренные выходы, аномальные метаболиты, засорители системы. Вопрос будет в том, сколько потребуется повторительных стимулов для того, чтобы втянуть всю множественную совокупность ячеек в новые темпы деятельности. Организм и клетка рисуются нам как более или менее синхронизируемое и налаживающееся на ту или иную определенную деятельность множество отдельных инерционных систем, из которых каждая принуждена подчинять свои скорости скоростям соседок и целого. После того как в 1934 г. изложенною моделью была намечена в перспективе обобщенная теоретическая концепция, в которую ляжет в будущем учение о парабиозе, мне пришлось встретиться со следующим замечательным указанием моего молодого университетского слушателя, а теперь моего сотрудника П. И. Гуляева. Я не обинуясь подтверждаю, что мне, старому профессору, пришлось учиться у нового советского студента. Указание П. И. Гуляева было в том, что те разнообразные феномены и закономерности в преобразовании ритмов возбуждения, которые получали унитарное толкование и предвидение в теории парабиоза, объединяются также в единую закономерно увязанную группу явлений в свете современной теории нелинейных колебаний. Все основные преобразования ритмов возбуждения, по Н. Е. Введенскому, могут предвидеться с точки зрения физического учения о релаксационных колебаниях. Сюда относятся прежде всего явления синхронизации аутоколебательных систем, явления потолка и глушения колебаний в зависимости от силы частот стимулов, постепенное изглаживание навязанных скоростей и колебаний в колебательных системах определенных степеней инерции. Сейчас у нас на очереди задача выяснить, что здесь является отвлеченной аналогией и где

подлинные конкретные причины того, как и почему разрозненные по внешности факты, складывающиеся в цельный букет в свете теории парабиоза, складываются также в цельный букет в свете теории релаксационных колебаний. Предварительный ответ на этот вопрос мы могли бы иметь и сейчас. Профессор Хайкин указывает отличительную черту нелинейных колебательных систем в том, что работа в них определяется переменными состояниями. Когда мне было предложено в год кончины Н. Е. Введенского, в 1922 г., формулировать наиболее кратко отличительную черту теоретической концепции нервного процесса по Введенскому, я не нашел более краткого и точного ответа, чем следующий: Н. Е. Введенский и его теория парабиоза рассматривает нервные реакции и нормальные перестраивания ритмов как производные явления от *состояния* физиологического субстрата.

Но, может быть, мы имеем право провести сближение физиологического субстрата с нелинейной колебательной системой и несколько более конкретно, поскольку дело идет там и здесь о совместном существовании или сожительстве состояний равновесия различной природы и замкнутых траекторий?

Если разработка теории нелинейных колебаний считается по праву заслугой наших советских математиков, то мы живем надеждой, что наметившееся у нас неожиданное сближение физиологической теории с новыми физико-математическими перспективами должно послужить ободрению и успехам нового поколения советской физиологической школы Н. Е. Введенского. Как видим, проблема физиологической лабильности, так давно и характерно вплетенная в историю университетской физиологии, ставит нас сейчас перед новыми большими задачами и перспективами.

ПАРАМЕТР ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБИЛЬНОСТИ И НЕЛИНЕЙНАЯ ТЕОРИЯ КОЛЕБАНИЙ [1]

1. Ленинградская группа физиологов школы Н. Е. Введенского вошла во вторую пятилетку докладом одного из нас на V съезде физиологов 1934 г., где было подчеркнуто самостоятельное принципиальное значение концепции *физиологического возбуждения как колебательного ансамбля.*[2] С этого момента в течение всей пятилетки природа изучаемых зависимостей требовала от нас разностороннего освещения нашего параметра *физиологической лабильности* в его зависимости от текущего состояния

---

[1] Совместно с П. И. Гуляевым. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1940, т. 67, вып. 1, с. 3—10; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 160—166. — *Прим. сост.*

[2] Ухтомский А. А. Возбуждение, утомление, торможение. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 1114; Собр. соч., т. 2, с. 65.

возбудимых систем. Между прочим, мы достигли этого через сопоставление параметра лабильности с более упрощенными и легче схематизируемыми параметрами: хронаксии, рефрактерной фазы и др.[3] С другой стороны, сама природа вещей вела нас к сближению физиологических ритмов с нелинейными колебаниями. Тогда как классическая физиология детальнейшим образом изучала и продолжает изучать одиночную волну возбуждения в убеждении, что, зная ее, мы имеем тем самым принципиальный ключ к пониманию какого угодно комплекса возбуждения любой степени сложности, поскольку последний является продуктом суммирования и суперпозиции отдельных волн, мы со своей стороны отмечали, что отдельные волны возбуждения и по величине и по характеру протекания зависят от места, которое они занимают в ряду, составляющем ансамбль. Поэтому закономерность, которой подчиняется комплекс, требует вполне самостоятельного изучения, тогда как отдельная волна определится в своих свойствах как очередное колебание в комплексе. Именно так, может быть не вполне отдавая отчет в своеобразии своего метода, подходил к изучению тетануса сам Н. Е. Введенский.[4] В 1934 г. назрел момент, когда стало неотложно нужно подчеркнуть наглядно и остро специальные аналитические задачи нашей школы в противопоставлении их общепринятой традиции. «Нормальная, естественная иннервация нервных центров на периферию и обратно почти не знает „одиночных стимулов“ — почти всегда мы имеем перед собой ритмы импульсов и ответные ритмы возбуждений. Поэтому, может быть, и более натурально и правильно выводить нормальные свойства проведения через ткани не из сведений о судьбах одиночной волны, а из фактических влияний волновых групп и ансамблей. Мы думаем поэтому, что из знания, например, хронаксии или рефрактерной фазы от одиночной волны едва ли можно „вывести“ имеющую место наступить очередную реакцию ткани. И мы полагаем, что путь Введенского, начинающий с изучения тетанусов и ритмик, есть путь более реалистический и деловой; он богаче возможностями предвидения и глубже проникает в фактические законы возбуждения».[5] Этими словами М. В. Кирзона отчетливо подчеркнута особенность метода нашей школы.

2. Как почти во всех других случаях, когда нам при разработке наследства Н. Е. Введенского приходилось выдвигать те или иные новые

[3] Ухтомский А. А. 1) О показателе лабильности (функциональной подвижности) физиологических приборов. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 8; Собр. соч., т. 2, с. 82; 2) Лабильность как физиологический фактор. — Пробл. биол. и мед. Сб., посвящ. Л. С. Штери. М., 1935, с. 239; Собр. соч., т. 2, с. 88; Голиков Н. В. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64; Макаров П. О. 1) Динамика возбудимости, проводимости и рефрактерного состояния. Дис. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1939, т. 67; 2) — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, с. 319.

[4] Введенский Н. Е. О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе. — Собр. соч., т. 2. Под ред. А. А. Ухтомского. Л., 1934.

[5] Кирзон М. В. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 66.

концепции, так же и в учении о возбуждении как колебательном ансамбле дело шло не о чем-то неожиданном, но об аналитическом пути, уже содержавшемся implicite[6] в прежних поисках Н. Е. Введенского и его школы; но до поры до времени взятый путь и прием мысли мог практиковаться без достаточного теоретического самоотчета. И в научном методе и в житейской практике люди сначала научаются ходить, а лишь много времени спустя отдают отчет, как это им удалось. Нам нужна была известная последовательность переходов от одного разряда фактов к другим для того, чтобы наши наблюдения постепенно поднимались со ступени на ступень, чтобы последовательно открылись новые перспективы, а вместе — достигали самоотчета те предположения, которые заложены уже в исходных поисках школы. В своей лекции «Завещание Н. Е. Введенского» (2-я Павловская лекция 5 марта 1938 г.) один из нас дал своего рода реестр проблем и фактов, которые открывались последовательно перед школой из того, что задано in nuce ее основателем.[7] В самих исходных поисках Введенского телефоническая характеристика ритмов возбуждения и их судьбы в тканях (1884) повела к предвидению и к открытию оптимума и пессимума, частоты и силы тетанического раздражения (1886). Наличие «потолка» частот и сил, различного по высоте для различных физиологических систем, вело к предвидению и к открытию закона относительной функциональной подвижности физиологических приборов (1892), а затем к открытию закономерностей парабиоза (1901). Закономерности парабиоза проложили дорогу к пониманию инерционных реакций типа доминант и сопровождающих их сопряженных торможений (1904, 1923, 1927).

Доминантные реакции послужили поводом для того, чтобы обратить нарочитое внимание на признаки инерционности в любом акте физиологического возбуждения независимо от его интервала; наблюдение инерционности в малолабильных системах и раскачивания их ритмическими импульсами привело к явлениям «усвоения ритма» (1928). Эти последние явления послужили преддверием к пониманию переходных торможений вследствие запаздывания в росте лабильности субстрата по сравнению с ростом частот и сил действующих стимулов (1934). Субстрат рождения и проведения возбуждений в организме множественный и разнообразный. Он состоит из приборов различной лабильности, поставленных в необходимость работать совместно. Если каждый из приборов в отдельности характеризуется достаточно определенными размерами интервала возбуждения и соответственной способностью осуществления в единицу времени определенной последовательности возбуждений, то достаточно налаженное единство действия совокупности приборов достигается настолько, насколько они способны взаимно влиять один на другого, сдвигая физиологическое состояние и величину лабильности.

---

[6] вложенный внутрь (*лат.*).

[7] Ухтомский А. А. «Завещание» Н. Е. Введенского. — Собр. соч., т. 2, с. 148—151.

3. Когда мы утверждаем, что основным параметром, которым определяются и предсказываются все наши основные явления, является величина физиологической лабильности, то мы вносим теперь сюда значительно более конкретное содержание, чем в недавнем прошлом. Можно принять, что интервал возбуждения (продолжительность состояния возбуждения) в данном субстрате характеризует степень инерционности субстрата. Возбудимые системы, сопоставленные и взаимодействующие в организме, обладают разными степенями инерционности. Говоря вообще, при взаимодействии более инерционное звено под действием импульсов с более подвижного запаздывает в воспроизведении ритма этих последних, и тем более если под действием частых импульсов инерция звена еще возрастает. Отсюда — преобразование ритма и акт торможения нервными импульсами в его типичной срочности при координациях.[8] То же взаимодействие звеньев с влияниями менее лабильного на более лабильное должно вести к периодическим групповым разрядам по типу последовательных приступов «тетанизированного одиночного сокращения». А там, где более лабильное звено своими повторительными импульсами способно поднять лабильность более инерционного партнера, мы получаем типичное усвоение ритма. Уже первый толчок возбуждения, вносимый в покоившийся до сих пор субстрат, оказывается способным поднять его исходную лабильность.[9] Изменение лабильности действующего партнера может достигаться также взаимодействием гуморальных факторов. Достаточно веские данные позволяют думать, что гуморальный фактор в текущих условиях стимуляции становится тормозящим или возбуждающим, насколько он успевает перестроить текущую лабильность соответствующего звена.[10] С нашей точки зрения, исключительно большой интерес представляют открытия, сделанные в связи с нашими установками учениками проф. Н. А. Бернштейна — В. С. Осиповым и Е. Л. Бабаевой. Нервный прибор, успевший в благоприятных условиях усвоить некоторый ритм возбуждений, способен затем подчиниться другому ритму со значительно большим затруднением, чем это было ему доступно до предварительной обработки.[11]

Перед нами типичный случай сопряженных и переходных торможений вследствие предварительного стажа усвоения ритма. Множественная, гетерогенная, мультивариантная физико-химическая система внутренней,

[8] Ухтомский А. А. Физиологическая лабильность и акт торможения. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, с. 277—282. (На франц. яз.); Собр. соч., т. 2. с. 84—87.

[9] Жуков Е. К. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 27, 53; Гуркин Д. С., Жуков Е. К. — III совещ. по физиол. проблемам. М., 1938, с. 20.

[10] Болдырев В. Б. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1937, т. 66, с. 481. Также исследования наших молодых работников — Васильевой, Мананчиковой, Гуркина, Рисмана, Замаховер.

[11] Осипов В. С. О влиянии вводной гимнастики на работу максимальной интенсивности. — Работы Гос. центр. науч.-иссл. ин-та физической культуры. М., 1938; Бабаева Е. Л. Влияние темпа вводной гимнастики на вхождение в работу. — Там же.

«химической организованности» в смысле Гофмейстера и Михаэлиса стоит перед критическим вопросом: когда успеет претерпеть ускорение одна из входящих в нее частных реакций, будет ли тем самым обречена на разрыв и дезорганизацию цепь реакций в целом, или последовательно успеет втянуться в новые скорости вся совокупность сопряженных реакций? На рубеже — экстренные выходы, аномальные метаболиты, засорители системы. Вопрос в том: сколько потребуется повторительных импульсов, чтобы втянуть всю совокупность в новый темп более или менее стройного марша, какой был перед этим для другого ритма? Множественная, гетерогенная система, настроенная на определенный темп действия, уже непременно в большей или меньшей степени инерционна. Требуется знать диапазон доступных к усвоению ритмов действия в ней.

4. В то время как с точки зрения классической физиологии наши факты продолжают быть набором более или менее интересных, но, говоря вообще, неожиданных «феноменов», все еще не имеющих однозначного объяснения, теория парабиоза и переменной лабильности по Н. Е. Введенскому находила эти факты как ожидаемые и предвидимые. Еще на II Ленинградском съезде 1926 г. один из нас настаивал на методической неправомерности попыток «объяснять» наши факты путем приведения их к схемам постоянных рефрактерных фаз, «все или ничего» и т. п. «Я ничего не объясняю парабиозом, но я объясняю парабиоз из общепринятой аксиоматики» — вот преобладающая позиция наших физиологов до сих пор, в то время как в закономерностях парабиоза и переменной лабильности мы имеем более общие принципы учения о физиологическом возбуждении, в пределах которых классические схемы характеризуют лишь частную и специальную провинцию явлений. Приводить всяческие феномены возбуждения к схематике Люкаса — это задача столь же искусственная, что и попытка вывести всяческие события в физическом пространстве из аксиоматики Евклида.

Тенденция начинать анализ с чрезвычайных упрощений так сильна, что еще и у нас, продолжателей Введенского, возникали попытки явочным порядком толковать феномены возбуждения из сближений, например с гармоническими колебаниями в упругих средах. Если закономерности Введенского и его школы достаточно адекватно и однородно охватываются из них же выведенным принципом переменной лабильности возбудимых систем, то нет ли в современном точном естествознании начал достаточно общего значения, которые могли бы подкрепить нашу решимость усматривать в переменной лабильности вполне самостоятельный принцип более общего значения, чем общепринятые схемы? Во 2-й Павловской лекции[12] один из нас отметил, что в ведущих школах Англии и Франции с некоторого времени стали заметны сдвиги в пользу воззрений, приемлемых для нас, и началось это после того, как голландский физик Балтазар

[12] Ухтомский А. А. «Завещание» Н. Е. Введенского.

ван дер Поль заинтересовался ритмами возбуждения в сердце и показал, что они отвечают предвидениям теории нелинейных, в частности релаксационных, колебаний. Сейчас мы хотим подчеркнуть следующее обстоятельство. Строгая теория нелинейных колебаний, разработанная по преимуществу советскими математиками и физиками Л. И. Мандельштамом и Н. Д. Папалекси,[13] А. А. Андроновым и А. Н. Виттом,[14] Н. М. Крыловым и Н. Н. Боголюбовым[15] по поводу проблем радиотехники, предвидит ряды фактов, связанных между собой однородной закономерностью и являющих собой достопримечательные модели физиологической совокупности фактов Н. Е. Введенского. Мы имеем в виду следующую совокупность явлений:

а) наличие «порога» и «потолка» частоты и силы внешних воздействий на колебательную систему для вызова эффекта в ней;

б) затягивание частоты эффектов, как бы инерционное отставание колебательной системы от ритмических импульсов;

в) явления, аналогичные тетанизированному одиночному возбуждению (комбинированный резонанс);

г) явления принудительной синхронизации, по смыслу своему тождественные усваиванию ритма;

д) явления деления частоты, переработка ритма импульсов в кратный ритм эффектов;

е) «автопараметрический фильтр», соответствующий избирательному проведению колебаний через участок парабиоза;

ж) угнетающее влияние одного порядка колебания определенной амплитуды и частоты на другой порядок колебаний другой амплитуды и частоты.

В общем уровне релаксационных колебаний Ван дер Поля

$$U'' - \alpha(1 - U^2)U' + \omega_0 U = \omega_1^2 E \sin \omega_1 t$$

непрерывное изменение величины α ведет к переходу от непрерывных колебаний томсоновского типа к разрывным колебаниям релаксационного типа. Законы текущих колебаний при этом изменяются, система приобретает новые свойства, сглаживая прежние. При $\alpha < 1$ мы имеем полный изохронизм и независимость частоты от амплитуды, тогда как при $\alpha > 1$ наступает выразительная зависимость частоты от амплитуды. При $\alpha < 1$ резонанс является основным свойством, при $\alpha > 1$ он практически отсутствует. При $\alpha < 1$ система легко уступает внешним влияниям в смысле изменения амплитуды, но прочно удерживает «собственный ритм». При $\alpha > 1$ она легко изменяет частоту, но прочно удерживает амплитуду. Принцип

---

[13] Мандельштам Л. И., Папалекси Н. Д. О явлениях резонанса n-го рода. — Журн. техн. физ., 1932, т. 2, с. 775.

[14] Андронов А. А., Витт А. Н. — Arch. Electrotechn., 1930, S. 2499.

[15] Крылов Н. М., Боголюбов Н. Н. 1) Новые методы нелинейной механики. М.—Л., 1934; 2) Введение в нелинейную механику. Киев, 1937.

суперпозиции, относительно приложимый при $\alpha<1$, становится неприложим при $\alpha>1$.

В свое время одним из нас было отмечено, что командующее значение того или иного центра при доминантных процессах зависит отнюдь не от того, что это «более сильный центр»: «Сказать, что преобладание будет принадлежать всегда „более сильному“, значило бы впадать в механический схематизм, который здесь ровно ничего предсказать не может Post factum мы всегда можем назвать победивший рефлекс более сильным, но это будет значить только то, что он фактически воспреобладал над прочими в данных условиях, условия же его преобладания останутся попрежнему неизвестными, ибо в последовательном ходе возбуждений всегда может случиться, что более слабые по физической величине импульсы, но действующие с определенным умеренным темпом в продолжение известного времени на одну из дуг, могут решить дело в пользу этой последней».[16] В нелинейных системах ритм малых амплитуд может быть навязан мощным прибором, и ключ к доминированию создается через тактично подобранный и настойчиво выдержанный ритм влияний со «слабого» компонента на «сильный».

5. Уже простое перечисление изложений совокупности явлений в нелинейных колебательных системах подчеркивает родственность или по крайней мере весьма близкую аналогию их по образу колебательного действия, физиологическим системам, служащим почвою для совокупности явлений Введенского.

В таком случае уместно задаться вопросом: какие же именно черты создают это родство физических нелинейных колебательных систем, в частности релаксационных систем, с физиологическими системами переменной лабильности?

Относительно очень простой общий ответ на наш вопрос можно почерпнуть из интересной работы С. З. Хайкина «Развитие учения о колебаниях».[17] Нелинейные, в частности релаксационные, системы характеризуются тем, что текущие свойства в них зависят от состояния, в котором в данный момент система находится. Параметры, характеризующие свойства системы, зависят от координат и скоростей системы (или от напряжений и сил токов в электрических системах). В сущности всякая реальная колебательная система нелинейна, ибо она так или иначе зависит от

---

[16] Ухтомский А. А. Доминанта. — БСЭ, т. 23. М., 1936, с. 138; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 325—328.

[17] Хайкин С. З. — В кн.: Математика и естествознание в СССР. Л.—М., 1938, с. 253 и сл. Основная литература по проблематике Ван дер Поля: Van der Pol B., Appleton. On a type of oscillation hysteresis. — Philosoph. Mag., 1922, v. 43, p. 700; Van der Pol B. 1) Oscillations sinusoidales et de relaxation. — Onde Electrique, 1930, t. 9, p. 245, 293; 2) The non-linear theory of electric oscillations. — Proc. IRE, 1924, v. 22, p. 1051; 3) — Nature, 1927, v. 120, p. 365. Ср.: Fessard A. Les rythmes nerveux et les oscillations de relaxation. — L'année Psychol., 1931, t. 32, p. 42—117.

состояния. При специальном предположении независимости от состояния получаем мы, как специальное упрощение и искусственное построение, «линейную» колебательную систему. Когда в год кончины Введенского один из нас пытался охарактеризовать в наиболее краткой формуле особенности теоретической концепции покойного физиолога, то он не нашел более точного выражения для основной мысли Введенского, чем то положение, что отправление нервного органа есть функция от его текущего состояния.[18] Теперь мы можем сказать, что это простой перифраз утверждения, что нервный прибор есть нелинейная колебательная система. И мы не можем удержаться, чтобы не процитировать сказанное Хайкиным по поводу двух нелинейных явлений — способности нелинейной системы настраиваться на кратные ритмы и давать место феноменам комбинационного резонанса: «Объяснить, а тем более предвидеть их можно, только решительно отказавшись от линейных представлений и линейных предрассудков»; «Эти два эффекта служат достаточно ярким примером того, насколько плодотворным оказался отказ от „линейной психологии", которая чрезвычайно суживала горизонты учения о колебаниях и задерживала его развитие и переход к новой „нелинейной точке зрения"».

Однако ответ С. З. Хайкина на вопрос о том, какими чертами нелинейной системы определяются в ней порядки перестраивания ритмов, столь близкие к закономерностям трансформирования нервных ритмов, представляется, может быть, еще слишком абстрактным. Со своей стороны мы позволяем себе задаться вопросом, нельзя ли приписать общие черты поведения физиологических систем переменной лабильности и нелинейных «автопараметрических колебательных систем» тому, что и там и здесь дело идет, во-первых, об *инерционных* системах и, во-вторых, о различных выражениях *преодолевания инерции*. Любые системы, поскольку в них дело идет о вынужденном взаимодействии компонентов различной инерционности и поскольку в них может иметь место в той или иной степени преодолевание инерции (преодолевание предопределенного предыдущим моментом времени), такие системы и будут укладываться в зависимости, типичные для поведения нелинейных колебательных систем.

Если строгая теория нелинейных колебаний считается по преимуществу плодом советской математики, то принципиальное подчинение физиологических ритмов нелинейному по существу закону переменной физиологической лабильности взаимодействующих приборов является неотъемлемым делом советской физиологической школы Н. Е. Введенского. В наступившем третьем пятилетии советской науки нам предстоит всесторонне углублять наметившийся новый фронт взаимодействия физики и физиологии с далеко идущими перспективами для теории и практики управления нервными актами.

---

[18] Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, с. 31; Собр. соч., т. 1, с. 163—172.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ И РАВНОВЕСИЕ[1]

§ 1. Некоторые признаки побуждают думать, что современная нам физиология и биология вообще начинает переживать потребность в *критическом пересмотре своих ведущих понятий и рабочего идейного инвентаря.*[2]

Это — знамение времени: до физиологии и биологии докатилась, очевидно, волна самокритики, переживавшаяся недавно математикой и физикой.

Мы, ученики Н. Е. Введенского, можем только приветствовать, ибо сам ход работы у нас и над нашими фактами наводил нас на принципиальный пересмотр ходячих физиологических понятий, *а мы опять и опять наталкивались на ходячую в нашей науке аксиоматику, в термины которой очень трудно уложить наши проблемы, во многом для современной физиологии новые и неожиданные.*

§ 2. Сейчас я имею в виду поучительную книгу Дрезденского биолога Х. Доттервейха, посвященную пересмотру *концепции равновесия* в современных биологических науках.[3] Работу эту надо считать знамением времени, глубоко интересным и для нас, физиологов, так часто пользующихся понятием равновесия, не подвергая его более основательному отчету.

Автор вспоминает ту большую роль, которую играла концепция равновесия в философских построениях древних мыслителей, мыслителей Возрождения, а из новых — в мировоззрении Гете.

«*Противоположность крайностей, которая существует в единстве и тем создает возможность соединения*» — вот формула равновесия, которую Гете считает плодотворно приложимой в философии, психологии, естествознании, социологии и эстетике!

Прототипом равновесия можно считать *механическое равновесие* двуплечего рычага 1-го рода, *на конце которого действуют равные веса.* Когда моменты действия этих двух весов равны и противоположны, *состояние равновесия* становится вместе и состоянием *покоя.*

Состояние покоя из первоначального, само собою разумеющегося и не требующего аргументации исходного положения механической статики превращается, таким образом, в состояние, производное из активности,

---

[1] Эта статья акад. А. А. Ухтомского представляет собой неопубликованные при его жизни тезисы серии докладов, сделанных им в Электрофизиологической лаборатории АН СССР зимой 1941 г. Серия докладов была предпринята в связи с критическим анализом книги Доттервейха «Биологическое равновесие» (1940). Тезисы докладов, выявленные П. Г. Тереховым в рукописях покойного акад. А. А. Ухтомского, представляют огромную научную ценность. Опубликовано: Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 168—198, а также в кн.: Ухтомский А. А. Доминанта. Л., «Наука», 1966, с. 205—233. — *Прим. сост.*

[2] Ср.: Woodger I. H. The axiomatic method in biology. Cambridge, 1937.

[3] Dotterweich H. Das biologische Gleichgewicht und seine Bedeutung für die Hauptproblem der Biologie. Jena, 1940.

как частный случай из условий действия: «*Состояние механической системы мы называем равновесием, когда система эта под действием постоянных сил остается неизменной*, т. е. *когда система не может произвольно выйти из этого состояния*».

Образ пружины, нагружаемой различными гирями соответственно различным напряжениям при ее деформации, сразу приводит к выводу, что в механической системе возможно *много состояний равновесия и столько же состояний покоя* — ср.: Вебер (Weber) и Фик (Fick) для мышцы.

Концепция равновесия приобрела исключительное значение в химии, поскольку Бертелло, Гульберг и Вааге уловили условия равновесий в относительных массах действующих веществ.

Химическое равновесие не есть совершенный покой, оно *сопровождается продолжающимися деятельными реакциями, идущими в противоположных направлениях*. Статическое равновесие классической физики замещается здесь динамическим равновесием химии.

§ 3. Со своей стороны в виде комментария отметим, что в истории человеческой мысли концепция *равновесия* в свое время становилась на место древней концепции *твердого тела. Обаяние, которое имело издревле понятие твердого тела, стало замещаться обаянием, которое приобреталось понятием равновесия*. Перед человеческой мыслью стоял вопрос, как может сохраняться что-либо при том постоянном утекании и изменении, которыми характеризуется бытие. Ответом для древних служило указание на устойчивое постоянство твердого тела с его формою (геометрия) и устойчивости периода, с которым вещи возвращаются к одному и тому же (астрономия).

Отсюда две филиации древних идей: отправляясь от учения о постоянстве твердых форм, стали строить механику с надеждою понять мир как *динамику твердых тел*. Отправляясь от динамических равновесий, стали разбираться и в таких конструкциях, где постоянных твердых форм уловить не удается, и где приходится иметь дело с течением как с таковым, и где постоянство и устойчивость могут оправдываться лишь как равновесия. Отсюда попытки построить и понять мир как газовое и гидравлическое *равновесие*.

У Птоломея мир объясняется как механика твердых тел, заданных первично и образующих в своей динамике окружающие нас вещи.

У Лапласа и Канта мир — первично газовое и гидравлическое *равновесие*, из которого вторично выкристаллизовываются твердые тела.

Для древнего биолога организм есть прежде всего система твердых тел — костей, к которым, как снасти на строящемся корабле, прикрепляются сухожилия, а за ними мышечные тяги, сводящиеся в свою очередь на механические эффекты со стороны упругих твердых тел.

Для нас с Вами организм прежде всего многообразие веществ в коллоидном, жидком и газообразном состоянии, из которого вторично откла-

дываются затвердевающие формы как специальные продукты *биохимических равновесий, постоянно нарушающихся, но все вновь и вновь восстанавливающихся, пока это удается.*

Древний отправлялся в своих поисках *от твердых тел*, тогда как мы по преимуществу — *от равновесий.*

§ 4. Надо признать, что в биологии концепция равновесия применяется весьма разнообразно и не всегда отчетливо.

Доттервейх отмечает три основных случая или направления.

a) Вслед за Жеффруа Сент-Илером и Гете говорили о *равновесии между органами*, в силу которого изменение одних органов влечет перестройку других, — дело идет о «*компенсациях*», о выработке «функциональных структур» (Ру), например в костях, о регуляциях между тканями.

b) Говорят о равновесиях во взаимодействии различных *видов и популяций.* Это так называемые *биоценотические равновесия* фауны и флоры того или иного ландшафта. Вспомнить отзыв фон Буха: «Берлин, это очень просто! Это сосновый бор на песках»! *Уравновешенный в себе пейзаж устойчив и стремится возвратиться в прежнее состояние, как только отойдут деформирующие условия* (В. Л. Комаров о Петрограде в 1920 г.).[4]

c) Спенсер (1876) предложил взгляд на организм как на *подвижное равновесие разрушения (работы) и возобновление (питания).* Для Цваардемакера организм есть прежде всего устойчивое равновесие фаз в протоплазме, в клетках, в тканях, к которым и предстоит применять законы межфазовых равновесий, их нарушений и восстановлений.

Автор предлагает говорить об организме как *динамическом псевдоравновесии, которое удерживается в некотором достаточно постоянном расстоянии от истинного положения покоя,* поскольку последнее соответствует смерти (ср. «steady state» британских авторов). Главное основание для такого представления в том, что *химическое равновесие может производить работу* (Барталанффи), поскольку и на уровне равновесия все время продолжаются реакции. Это бывает, когда состояние равновесия все время нарушается, чтобы тотчас восстановиться, причем, согласно Вант-Гоффу, работоспособность будет тем больше, чем дальше реагирующая система от состояния равновесия стабильного (§ 25).[5]

Согласно Барталанффи, *процессы жизни вообще возможны только постольку, поскольку организм есть химическая система, очень далекая от своего стабильного равновесия и потому обладающая работоспособностью, но требует привнесения работы, чтобы удержать дистанцию от*

---

[4] Имеется в виду речь В. Л. Комарова на научной конференции в Петрограде в 1920 г. (см. в кн.: В. Л. Комаров. Биобиблиографические материалы. М.—Л., Изд. АН СССР, 1946). — *Прим. сост.*

[5] Здесь и в дальнейшем дается отсылка на параграфы книги Доттервейха. — *Прим. сост.*

стабильного равновесия. (Ср.: spikes и экзотермический хвост в нервном возбуждении).

Такая система должна быть *открытою* с непрестанным приходом и отходом энергии. Такое «стационарное» состояние отличается от всех и каких бы то ни было неорганических стационарных состояний (пламя, поток) тем, что оно сопряжено с производством высокопотенциальных веществ, способных поддержать дистанцию относительно стабильного покоя.

Таким образом, Барталанффи *переносит понятие химического равновесия, определяющегося из закона действия масс, на «открытые» системы физиологического обмена веществ.*

§ 5. По поводу предыдущего приходится заметить следующее. Состояние физиологического покоя отличается от истинного бездействия настолько же, насколько steady state (динамическое псевдоравновесие) отличается от стабильного равновесия. Ткани и приборы более высокой организации могут достигнуть такого положения, когда можно будет говорить о них, как о «замкнутых» энергетических системах постоянного и специального действия. В этом смысле, например, нейроаксон представляется именно «замкнутой» энергетической системой, способной работать весьма совершенно по типу очень легко и дешево восстанавливающегося равновесия с ничтожным обязательным приходом энергии совне. Более примитивные формы биохимической активности возвращают к принципам «открытых» энергетических систем, этому прототипу физиологического возбуждения. В нашей проблематике мы имеем *на переходах к парабиозу смещение высокоспециализированной «замкнутой» энергетической системы нейроаксона к положению «открытой» стационарно активной системы примитивного биологического субстрата.*

§ 6. Совершенно естественно рассматривает автор организм как множество (Mannigfaltigkeit) и как множество упорядоченное (geordnete M-keit): *интегрированность* этого множества позволяет рассматривать его как *целую структуру* (Gefüge und Ganzheit oder Gestalt). Это линия, намеченная Волтереком (Woltereck), который в одинаковом значении говорит об отдельном организме в его хозяйстве внутри себя, о взаимодействии организма и среды, наконец, о биологических группах, все как о «Gefügen»: Einzelgefüge, Beziehungsgefüge, Kollektivgefüge.

Конечно, на этой почве легко впасть в чрезмерные абстракции, которые поведут к тем бесплодным обобщениям, которые мы осуждаем как *биологизации социальных законов.* Немецкие биологи почти всегда были наклонны к таким аберрациям. Достаточно вспомнить спекулятивные перспективы Геккеля, Ферворна и др. По своей логической природе это предприятия того же рода, что попытка *геометризировать физику* или попытка *свести на механику учение об электричестве.*

Мы без сомнения воздержались бы от применения к биологическим структурностям таких понятий, как «лицо», «колония лиц» и т. п. Обе-

щает ли что-нибудь практически плодотворная речь о персональных сообществах целентерат, или биозоа, или сифонофор.

Во всех этих случаях я предпочитал бы говорить *об ансамблях*, поскольку дело идет *об упорядоченных множествах различных порядков*.

Что касается динамического равновесия, стационарного процесса, как steady state, и производных из них колебательных явлений нелинейного типа, то их с одинаковым правом можно находить в возбуждении нерва или мышцы (Фессар (Fessard), Ван дер Поль, Гуляев и Ухтомский) и в конкуренции двух видов за одну и ту же пищу при встречном влиянии паразитов (Volterra). Повсюду, где есть *все время нарушающееся и все вновь восстанавливающееся, длительно поддерживаемое равновесие*, есть и почва для колебательных явлений апериодического типа (запаздывание компонентов, инерция их).

§ 7. Со своей стороны отмечаю следующее сомнительное место в системе понятий автора и представляемого им направления. О животном или растительном индивидууме, о биологическом сообществе (лесе, отдельном водоеме), о биоценозе (сверхиндивидуальных группировках) говорят как об «организациях» и *равновесиях* постольку, поскольку они возможны в более или менее *устойчивом* продолжении. Здесь от устойчивости заключают к равновесию. Но рядом с этим, заговаривая о наличии равновесия между заданными факторами или процессами, заключают отсюда к устойчивости и стационарной природе результата. Нет ли тут circulus viciosus? Это важный вопрос, требующий нарочитого анализа для конкретных случаев.

Оствальд из равновесия выводит стационарный колебательный процесс. Биологи из стационарности процесса заключают к равновесию. В чисто логическом смысле это разные системы понятия, и *нужно опасаться порочных кругов* (§ 20).

Для одного из этих пониманий (Оствальд, Кл. Бернар) и стационарный непрерывный поток мыслится первично данным, и при определенных условиях из него выводится как производный процесс колебательный, как мигание в лампе получается при недостатке горючего. Для другого понимания (Э. Геринг, Н. Я. Перна) наличие двух ритмических процессов с противоположно направленными амплитудами фаз является первичным условием, из которого производится стационарно-колебательный процесс.

Совершенно очевидно, что Н. Е. Введенский и мы за ним идем по первому пути. По первому же пути развивает свои теоретические концепции и та новая наука, которую называют колебательной физикой. Для нее *поток энергии дан заранее, и это уже конструкцией неонпрерывателя или танталовского сосуда, или специальной возбудимой системой определяется возникновение колебательных разрядов*.

Спрашивается, как представлять себе исходный и первичный поток энергии, питающий стационарный процесс?

Со своей стороны я полагаю, что физиологам никак не обойтись без включения в свой логический инвентарь понятия *физиологической инерции.*

Принципиальные мотивы для этого те же, что и в классической физике. У нас в физиологии инерция могла бы получить вполне конкретное описание как *запаздывание* текущего процесса в изменениях по отношению к изменению аргументов. *Событие, происходящее по инерции, это такое событие, которое мотивировано в предыдущие моменты времени.* Это все тот же principe de l'hérédité [6] (§ 12).

Если стационарный поток есть непрерывно продолжающийся во времени приход энергии, по существу процесс инерционный, то и колебательные явления возникают в нем не иначе, как вследствие запаздывания компонентов по отношению к прочим входящим в процесс. В лампе колебание пламени возникает оттого, что разгоревшаяся светильня не тотчас снижает горение по поводу убыли в приходе горючего, значит и колебания в инерционном процессе производятся инерционными свойствами последнего. Лампа то гаснет оттого, что «разгорается» больше, чем дано горючего, то вспыхивает оттого, что очередная подача горючего все-таки больше, чем потребляется в момент потухания (§ 16).

§ 8. Следуя нашему автору и той группе биологов, которых он представляет, приходится понимать дело так, что ведущий признак равновесного состояния усматривается в способности более или менее устойчивого существования ансамбля. Оно *само по себе свидетельствует о наличии некоторого равновесия сосуществующих компонентов.*

Отсюда вопрос, как данное равновесие и данное устойчивое сосуществование возможно.

Надо понимать дело так, что и совокупность условий для «химической организации клетки» в смысле Хофмейстера (Hofmeister) и Михаэлиса (Michaelis) есть тоже равновесие, поскольку за нею есть *архитектурная устойчивость внутри клетки.*

Спрашивается, что дает право характеризовать структуру как «целое»! Автор говорит об этом так: «*отрезок мира, представляющий собою систему разнообразных прямых или косвенных взаимодействий, которая является замкнутою сетью связанных между собою отношений. Как только на одном каком-нибудь месте системы возникает изменение, вполне принудительно прочие компоненты системы, а значит и система в своей совокупности испытывают влияния или изменяются в большей или меньшей степени*».

Местное и частичное тотчас становится общим!

Таким образом, более или менее уравновешенная внутри себя система является тем самым и некоторым законченным «целым» (§ 6). Постоян-

---

[6] принцип наследования Пикара, считавшего, что фактор времени играет существенную роль в процессах неорганической природы. — *Прим. сост.*

ная *тенденция выравнять нарушенное равновесие средствами целого и найти новое равновесие — в этом как будто и заключается реакция «целого».*

Биологические равновесия несравненно разнообразнее, содержательнее и шире, чем химические или физические равновесия. Последние занимают в них положение специально упрощенных и систематизированных случаев. *Организованным целым может быть любое упорядоченное множество, содержащее в себе определенные взаимодействия или взаимоотношения, лишь бы их можно было констатировать.* Не только отдельный организм, но организм в его взаимодействии с его средой, организм во взаимодействии с другими организмами — все это может и должно быть включено в понятие организованного уравновешенного или уравновешивающегося «целого».[7]

Автор, я полагаю, прав, когда говорит, что во всех таких утверждениях и поисках (Спенсер, Коген-Киснер, Байлисс, Барталанффи, Кашкаров) сказываются «*в конце концов намеренное или ненамеренное привлечение к делу общего физического принципа Ле-Шателье*» (24).[8]

Ясно, что с излагаемой точкой зрения под тенденцию к выравниванию нарушений равновесий должны быть подведены всевозможные «приспособления», «корреляции», «регуляции» и т. п.

§ 9. Автор делает попытку классификации биологических структур с более или менее широким составом компонентов, связанных отношениями равновесия. Прежде всего *физиологические* структуры, затем *экономические*[9] структуры различных степеней стабильности (sic). Здесь он нередко сбивается на чрезмерные обобщения вроде «биосоциологических структур и равновесий». Здесь приходится критиковать не столько автора, сколько те направления мысли, которые он хочет характеризовать перед читателем.

С достаточным правом можно говорить *о паразитологических структурах и «равновесиях»* (паразит ⇄ хозяин), *о симбиотических структурах* и т. п.

Классификационные границы, как всегда, более или менее могут оспариваться. Нельзя достаточно понять физиологию организма, не зная тех сред, через которые проводила его жизнь. Ни морфологическую, ни физиологическую организацию, в частности его нервную организацию, нельзя достаточно понимать, не зная тех переменных сред, в которых протекала и протекает жизнь данного вида, сред, к которым он принужден последовательно приспособляться (например, переходы от зимы к лету, из Атлантического океана в Ледовитый и т. п.). *Физиологические* струк-

---

[7] Два дерущихся между собой субъекта представляют ли собою «организованное целое»?

[8] Здесь и далее в скобках приводятся страницы рассматриваемой А. А. Ухтомским книги Доттервейха. — *Прим. сост.*

[9] Οἶκος, οἰκία — дом, жилище, средства жизни, отечество.

туры лишь ради абстракции отделяются от *биоценотических* структур и от *экологических* структур. Есть опасность, что и само понятие равновесия, баланса будет переходить в чрезвычайные абстракции, если будем уходить от конкретных биологических задач. Последние заставляют считаться со «сверхиндивидуальными» организациями (ребенок ⇄ мать: кровь ребенка ⇄ молоко матери...).

Наконец, необходимо говорить об *истории изменения* биологических организаций и равновесий, об исторических *типах* равновесия и организации, которые раскрывают нам филогенез и онтогенез организмов.

§ 10. Для нас особенно поучительна III глава «Общие свойства и закономерности биологических равновесий» работы Доттервейха. В биологических науках пользуется заслуженной распространенностью прием изучения закономерностей *через их нарушения*.

Так и в отношении равновесий мы узнаем и изучаем их через нарушения. Как предвзятость и условно принятая аксиоматика звучит положение автора: «...состояние равновесия является всегда целью, к которой стремятся процессы в любой (уравновешенной) системе» (56). Пожалуй, можно условно примириться с *такой аксиоматикой, ссылаясь на термодинамику, которая приучила думать, что все процессы в мире стремятся по возможности поскорее вернуться к покою*. Конечно, естественно, что в трактате, посвященном самоуравновешивающимся системам, фундаментальная роль приписывается *тенденции системы восстановить равновесие*.

Но здесь-то для нас замечательнейшие места всей работы. Биологические системы характеризуются, с одной стороны, *значительными скоростями*, с которыми в них восстанавливаются нарушенные равновесия, а с другой — «*необыкновенно малыми скоростями*, с которыми протекают весьма многие равновесные процессы» (57). *Отсюда биологические системы должны характеризоваться прежде всего скоростями, с которыми восстанавливаются в них состояния равновесия*. Автор считает нужным различать здесь два главных случая: система после нарушения равновесия или возвращается к *прежнему состоянию равновесия* сразу, или вырабатывает *новое состояние равновесия*. Когда нарушенное равновесие восстанавливается медленно, «*строго говоря, неравновесное состояние имеет в виду не одно определенное состояние, но с различною широтою продолжающиеся равновесные процессы, которые принуждены держаться все на новых уровнях равновесия, пока не будут достигнуты состояния равновесия, отвечающие предшествующим условиям*» (57).

Обратите здесь внимание на то, как Эдриан (Adrian) в 1926—1930 гг. описывал активный steady state в альтерированных местах поперечного среза или по аналогии на переходах от протоплазматического тела нервной клетки в нейроаксон: *область все время разрушающейся поляризованности, которая все время частично возобновляется и не достигает равновесия, разрушаясь все вновь и вновь*.

Вспомним О. И. Романенко, которая в 1930 г. пришла к новой характеристике парабиотического состояния: «*все время усиленно компенсирующийся и никогда не достигающий компенсации, роковым образом необратимый процесс*». Очевидно, что характеристика биологических систем по относительным скоростям восстановления нарушенных равновесий *вплотную подводит автора к нашему закону относительной физиологической лабильности.*

При этом замечательно еще и то, что в системах, где исходное состояние равновесия восстанавливается медленно или даже вовсе неспособно восстанавливаться в своей полноте, дело идет, по автору, *о переходе на новый уровень и новое состояние равновесия,* как с нашей точки зрения и из наших установок толкуется состояние *иммунитета* и вновь выработанного *условного рефлекса.*

§ 11. В одной и той же биологической системе могут быть компоненты, способные восстанавливать в себе равновесия то более быстро, то более медленно: «*Увязка очень медленно протекающих равновесных процессов с относительно быстро протекающими процессами приводит, между прочим, к тому, что система может производить впечатление относительно инертной, когда, например, система как целое кажется нереагирующей, несмотря на различные изменения отдельных компонентов. Изменение одного компонента фактически не будет достаточно для производства впечатления в совокупной системе, если, как это часто бывает, изменение в компоненте компенсируется уже прежде, чем оно заметным образом могло бы повлиять на совокупную систему. Краткое и быстро проходящее изменение одного компонента производит видимое действие лишь на прочие быстро реагирующие компоненты системы, которые за время изменения стремятся к соответствующему новому равновесию, но не на большую часть медленно реагирующих компонентов*» (58). Совершенно очевидно, что в этих закономерностях мы вплотную подходим к механизму парабиотического блока как явления, производного из относительных скоростей реакций, т. е. *из относительной лабильности.* Эти зависимости играют в построениях автора весьма значительную роль. Он возвращается к закону относительных скоростей восстановления равновесия на с. 59, 106, 109, 111, 165 и 178. К явлениям избирательного реагирования в зависимости от величины лабильности — на с. 70, 71, 102, 111—113.

Замечательно, что именно длительная невозможность восстановить равновесие в реагирующем субстрате рассматривается автором как условие перехода системы на новые уровни равновесия, новые состояния равновесия. Это также приближается к нашим взглядам.

«Изменение равновесия организма в совокупности, как результат измененных функциональных отношений его отдельных компонентов, может возникнуть лишь тогда, когда применяемое изменение раздражения в смысле качества или количества оказывается длительным» (59). Тре-

буются длительные раздражения органов чувств. Само по себе ритмичное, но продолжительное раздражение органа чувств должно учитываться, *как длительное изменение «жизненных условий»*, приводящее к объединению в группу различных равновесных систем, различных по качеству и количеству компонентов и по скоростям реакции (59).

Надо думать, что организм после достижения иммунитета, как после выработки условного рефлекса, является во многом новым организмом по сравнению с исходным состоянием (§ 15, конец).

§ 12. Более или менее длительный интервал, требующийся для выработки нового состояния равновесия, приписывается автором тому, что он называет *принципом устойчивости*, принципом закрепления или затвердевания (Beharrungsprinzip) (60). Я полагаю, что это есть не что другое, *как физиологическая инерция, т. е. продолжение того, что мотивировано в предыдущий момент времени.* Сюда автор относит все явления последействия (Nachwirkungen) и посвящает им много места (71, 96, 98, 106, 150). Для этих Nachwirkungen автор дает определение, принципиально совпадающее с моим определением *физиологической инерции*: «О последействии речь идет, когда после изменения физиологического состояния предыдущее состояние еще продолжается некоторое время; это имеет место, например, при всяком привыкании и в конечном счете при всяком процессе приспособления» (60). Физиологическая инерция в темпе и ритме, когда они усвоены. «Также и приобретенный иммунитет против определенной инфекции есть род последействия, которое может продолжаться различно долгое время» (60). Сюда и явления памяти и наследственности (61). «Во всяком последействии оказывает себя *тенденция продолжать по-прежнему протекание функций или процессов и тогда, когда обусловливающие их факторы претерпели изменение*» (61). Хочется перевести название принципа автора как принципа затвердевания (§ 7). Физиологическая инерция в темпе и ритме, когда они усвоены.

Поскольку в понятие реакции входит и возбуждение нервных элементов, и приспособление организмов к новым средам, автор говорит в общем виде о таких *характеристиках реакций во времени*, как время последействия, время продолжения, время адаптации или приспособления, и все это различные выражения «времени реакции» (Reaktionszeit). В этом более общем виде время реакции *есть время установления нового равновесия.* Если при возвращении к равновесию устанавливается *прежнее состояние равновесия*, перед нами будет частный случай реакции с возвратом к исходному состоянию. Этакими, обыкновенно быстро проходящими реакциями занимались по преимуществу физиологи прежнего времени. В свете представлений автора они являются совершенно частным случаем.

§ 13. *Более общий тип реакции, по представлению автора, всегда связан с адаптацией, т. е. с установкой субстрата на новый уровень равновесия, при котором прежний раздражитель перестает раздражать и вы-*

зывать прежнюю реакцию. Реакция и заключается в этаком затухании первоначального эффекта от нового раздражителя, поскольку под его влиянием устанавливается в субстрате новое состояние равновесия. Здесь нет возврата к исходному состоянию, и «обратимого процесса» в реагирующем субстрате принципиально нет. *Реакция сводится на более или менее быстрое привыкание к раздражителю.* А я бы сказал: «усвоение» раздражителя. Если я правильно понимаю автора, усвоенный раздражитель, или привычный раздражитель, по существу *не перестает действовать на субстрат и вызывает в нем реакцию, но он производит совсем новую реакцию, превратившись в совершенно обязательный для данной возбудимой системы компонент среды.*[10]

В конце «времени реакции» или достигается *новый уровень* равновесия, или новое состояние устойчивого равновесия в организме, или *внезапный возврат к прежнему уровню* равновесия. В последнем случае — «взрыв» обратимых кратких возбуждений в ткани.

§ 14. Нарастание реакции как адаптации к раздражителю автор рисует в виде показательной кривой с крутым нарастанием вначале и горизонтальной ветвью к концу. Эта кривая изображает *скорость реакции* (скорость приспособления, или привыкания, к раздражителю): *«Тотчас после изменения состояния равновесия скорость реакции наибольшая. Она становится далее все меньше по мере приближения соответствующей системы к новому равновесию и практически равна нулю, когда достигнуто новое состояние равновесия»* (65) (рис. 1).

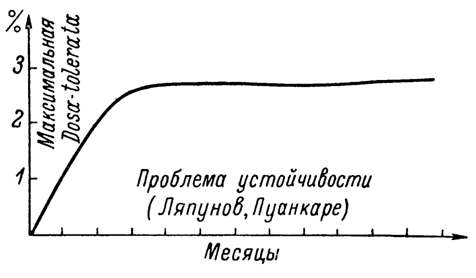


Рис. 1.

Вот, например, ход реакции привыкания туфельки Paramaecium caudatum к As_2O_3 в процентах от $^1/_{10}$ н. раствора последней (опыт Jollos). Реакция заключается здесь в переходе в новое состояние равновесия, «*новый уровень покоя*», как выражался в свое время я.

«Мы полагаем, что свойство жизненных процессов, выражающееся в затвердевании (Beharrung), могло бы в конечном счете зависеть от „инертности“ участвующих органических веществ. Далее мы предполагаем, что при изменении того или иного устойчивого состояния равновесия *появляется определенное количество инертного органического вещества, которое при возникновении нового равновесия перестраивается не целиком, но постепенно все в некоторое другое соединение, соответст-*

[10] Вот так, по-видимому, закладывается новый «условный» рефлекс — наслаивание на доминирующий фокус подкреплявших его некогда «мелочей» среды (§§ 102, 111, 113, 164).

вующее новым условиям равновесия. Приспособление, или привыкание, приводило бы при таком предположении к переходу определенных веществ в другие, причем наиболее медленно реагирующие соединения в их сумме могли бы создавать возможность явления закрепления» (71).

Автор на основании опытов с действием разных концентраций на привыкание приходит к обобщению, что время реакции зависит не от абсолютной интенсивности «раздражителя», *а от разности в интенсивности раздражителя относительно того, что было при прежнем состоянии равновесия.* Время реакции зависит *от текущей разности интенсивности новых условий равновесия по сравнению с предыдущим.* Эту разность автор предпочитает назвать термином Spannung (напряжение). Это тенденция *субстрата к восстановлению равновесия при наступивших новых условиях.*

Максимальное напряжение — это в тех новых условиях, когда все еще возможно восстановление равновесия.

«Время реакции тем больше, чем больше напряжение, или, иными словами, установка нового равновесия получается тем скорее, чем меньше было напряжение или „разность раздражения“ при предшествовавшем изменении равновесия» (75).

Со своей стороны мы оговариваем. Обобщение автора можно было бы понять так, что чем легче нарушается покой системы («чем выше возбудимость»), тем меньше и время реакции и тем выше лабильность. Но это не так! Сплошь и рядом тенденция к удержанию равновесия связана тем с большим напряжением, чем выше лабильность (может быть, терминологические расхождения).

Автор считает эти закономерности характерными не только для чрезвычайно медленных реакций привыкания целых организмов, но и для реакций очень быстро протекающих, например в органах чувств или нервных элементах (75). «Время реакции» берется везде в смысле *времени адаптации, времени усвоения стимула, наступления нового нулевого уровня для отсчета.* Интервал от погружения руки в холодную воду до прекращения восприятия холода это и есть «время реакции». «Напряжение» при этом имеет смысл как бы сопротивления адаптации и перестановки на новый нулевой уровень!

§ 15. *Время реакции, т. е. время вновь складывающегося привыкания,* оказывается зависящим от продолжительности предыдущего состояния равновесия (покоя?). Предыдущая продолжительность световой адаптации явственно влияет на следовые эффекты: «Время, требующееся для установки нового состояния приспособления, нового равновесия, *зависит не только от напряжения (прямо=§ 14), но также однозначно и от продолжительности предыдущего состояния. Время реакции оказывается тем более, чем продолжительнее было предыдущее состояние*»; «Время последействия T при возрастании времени действия возрастает все медленнее и, наконец, делается постоянным, начиная с некоторой величины D. Время последействия приближается, можно сказать, показательно к некото-

рой наибольшей величине T_{max}. Это обстоятельство говорит, что состояние равновесия (влияние некоторого раздражения, некоторого условия жизни) может продолжаться еще так долго, и при изменении условий равновесия после некоторого конечного времени нужно постоянно вызывать все новое состояние равновесия» (83).

Мы можем думать, и я всегда так думал, что новое физиологическое состояние равновесия, заявляющее себя реактивно так долго, как долго само оно длится, может принимать на себя дополнительно краткие процессы, причем краткие реактивные процессы, приходясь на интервал длительного реактивного состояния, деформируются им по определенному закону в зависимости от места и порядка в интервал, и тогда они складываются *в ансамбль.*[11]

Если T — время реакции или время последействия, T_{max} есть его наибольшее значение, D — продолжительность предыдущего состояния, например влияния некоторого жизненного условия, e — основание натуральных логарифмов, а β — коэффициент затухания, то общий закон выразится так:

$$T = T_{max}(1 - e^{\beta D}).$$

Не случайно в столь разнообразных случаях встречаемся мы все опять и опять с показательными функциями. (Мой доклад 1934 г. о законе Вебера—Фехнера в связи с парабиозом). *Дело идет все о законе затвердевания, закрепления на новом уровне равновесия.* Толкуя химическими приближениями, можно допустить, что с «*возрастающей длительностью состояния равновесия образуются некоторые вещества, служащие в конечном счете стабилизированию этого состояния. Количество этих стабилизирующих веществ прибывает экспоненциально до некоторого наибольшего значения*» (86). Демур (Demoor) допускал такие сопроводительные и подкрепляющие метаболиты лишь для «возбуждения», — здесь они допускаются для любого равновесия, если оно вообще устанавливается (§ 14). Можно говорить здесь *о факторах физиологической инерции.*

Автор замечает, что закон зависимости времени реакции от продолжительности предшествующего состояния является, быть может, важнейшим для биологии законом равновесия.

Организм после более или менее длительного предварительного действия какого-либо раздражения или жизненного условия не может более осуществлять прежнюю энергетическую ситуацию взаимодействия его компонентов, какая была свойственна ему перед этим.

В самом деле, организм после выработки иммунитета, или условного рефлекса, есть уже новый организм с новыми условиями равновесия. Перед нами здесь *общая проблема физиологических следов и их влияния на последующие реакции* (§ 11, конец).

[11] Асимметрия парабиотического участка, его «головка».

§ 16. Очень интересны для нас соображения автора *о колебательных реакциях над идеальной кривой приспособления.* Они отвечают по своему смыслу тому, что выше замечено о накладывании кратких процессов сверх длительного экспоненциального процесса с простейшим случаем складывания кратких колебаний *в закономерный ансамбль.* Автор подходит здесь вплотную к признанию нелинейных колебаний апериодического характера. Автор оказывает наклонность привлекать здесь «Gegenkräfte» для интерференции колебательных эффектов. В *«противосилах» потребности, конечно, нет. Достаточно расхождения действующих компонентов во времени. Но автор очень проницательно применяет здесь и явления инерции. Достаточно вспомнить инерционные продолжения начатого процесса, несмотря на фактические нехватки ресурсов для него в текущих условиях (инерционный момент работы «в долг»).* Здесь и достаточно оснований для наступления колебательных последовательностей для событий (§ 7, конец) (рис. 2).

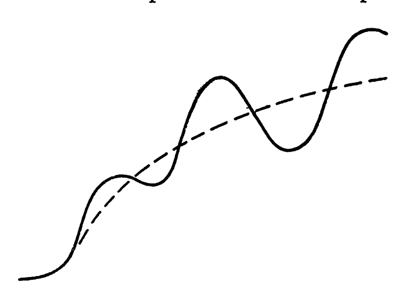


Рис. 2.

Колебательное течение *процессов приспособления нередко.*

Колебательное же течение типично для *физиологического возбуждения* (94) (Fessard).

Колебательное течение событий весьма типично для *биоценозов.*

Это очень общее явление жизненных процессов. Возможно, что когда аналогичные картины в физической химии имеют гладкое экспоненциальное течение, то это только оттого, что явления берутся там статистически и колебания сглажены. Автор близок к оценке этих колебаний как нелинейных и релаксационных, однако говорит все-таки о «Schwingungen» (94) (sic?).

Затвердевание или *закрепление следов* автор считает чертою жизни рядом с *раздражительностью, размножением, обменом веществ* и пр.

Вспоминается В. Джемс (W. James): «Привычка есть закон природы». В чем тут разница между органическим и жизненным, с одной стороны, неорганическим — с другой, — вопрос, не имеющий никакого значения (Völlig belanglos).

«*Представляется само собою понятным, что сохраниться и размножаться могли лишь только исходные живые системы, которые не на всякое раздражение изменяли свою совокупную структуру и оказывались, таким образом, игральным мячиком в руках своей среды. Только те системы были „жизнеспособны", в которых способность закреплять следы (способность затвердевания) давала возможность удерживать нормальный порядок процессов при изменяющихся условиях внешней среды. Жизненный процесс оказывается невозможным, когда хотя бы некоторые связанные с ним частные процессы не оказывают закрепления. Ибо*

только посредством способности закрепления таких результатов, сопряженных с совокупной системой равновесия организма, может быть предотвращено немедленно химическое выравнивание с силами внешней среды. Вследствие способности затвердевания одного или немногих компонентов совокупная органическая равновесная система может сохраниться и в неуравновешенных условиях и при этом остаться работопассивной в энергетическом смысле. Если организм с химической точки зрения характеризуется именно тем, что его компоненты не находятся целиком в равновесии, а, например, система организм ⇄ среда от химического лишь при смерти реализующегося равновесия удерживается на расстоянии, то оно возможно только посредством способности закрепления некоторых, может быть лишь немногих, компонентов биотической равновесной системы» (96). Здесь, *как видно, концепция физиологической инерции стоит на пути принципа «все или ничего», этой традиции безынерционной механики по заветам Декарта и Лагранжа.*

И очевидно, что именно этот «закрепляющийся» компонент в организме может оказаться *выносящим аппаратом*, который может поддержать систему как таковую посреди всех разнообразнейших вариаций внешней и внутренней среды (ср. «Парабиоз и доминанта»). У автора есть примечательные страницы, касающиеся значения инерционных фокусов для поддержания нервного процесса. В духе Алексиса Карреля автор усматривает чрезвычайное значение в том, что любое живое существо является *сочетанием инерционных компонентов с быстрореагирующими.* От этого организм в совокупности всегда *необратим вплоть до своих повторимых частичных процессов и смертей.* Рано или поздно дело приходит к равновесию со средой в самом буквальном смысле.

«Течение жизни само есть приготовление к смерти и *было бы вообще невозможно, если бы инерционные компоненты с продолжительными временами реакции не препятствовали немедленному наступлению окончательного равновесия»* (113).

Доминантные фокусы — нарушители равновесия, но вместе и возобновители работоспособности в самом прямом энергетическом смысле слова! «Жизнь есть, таким образом, напряжение, т. е. тенденция к равновесию, которое может сохраниться некоторое время только посредством относительно большой способности инерционных компонентов к подкреплению» (114).

Очевидно, что эти зависимости могут очень естественно быть поняты в смысле инерционных доминантных фокусов нервной природы. Но они столь же естественно понимаются по Пфлюгеру (Pflüger) в чисто биохимическом смысле: жизнь есть напряжения

$$O_2 \rightleftarrows C,$$

уравновешивание которых задерживается во времени появлением химических прочных соединений, не поддающихся прямому окислению. И вместе

[с тем] инерционная способность поддерживать жизнь на рубежном минимуме O_2 или даже в условиях кислородного долга (§ 20).

§ 17. Очень правильная мысль автора в том, что «наследственность теснейшим образом связана с общею способностью к закреплению и, вероятно, представляет ее наиболее отчетливое выявление... но, с другой стороны, наследственность составляет лишь одну из множества форм выражения общей способности закрепления» (97). Надо полагать, что «борьба за существование есть простое следствие и выражение *физиологической инерции, слепого настаивания на продолжении своего существования!* (§ 26).

Бутру в свое время говорил тут о «приспособлении» и «родовой привычке» как основных законах биологии. И то и другое подходит под понятие закрепления следов.

На очередь ставится вопрос о том, что такое «гены»: *факторы весьма продолжительного интервала* (вроде пресловутых зерен пшеницы в египетских пирамидах) или факторы *метафизического постоянства*? Если «ген» — фактор очень длительного действия (длительного интервала), он не изменяется или трудно изменяется от более или менее быстро проходящих воздействий. *Чтобы изменить его, нужно появление в среде или накопление в организме фактора, столь же длительно действующего.* «Последействие, или закрепление, длится, согласно нашим определениям, пока равновесие, отвечающее новым условиям, еще не установилось. *Новое состояние равновесия устанавливается только тогда, когда по истечении времени реакции T последействие полностью прекращается и вместо него проводился и закрепился новый способ реакции организма» (100). Когда устанавливается новое устойчивое равновесие, прежнее испытывает торможение* (65, 70, 102).

«Обозревая опыты с образованием энграммы у ребенка или при дрессировке животного, приходим к утверждению, что время реакции здесь относительно кратко по сравнению с явлениями наследственности, ибо оно составляет в большинстве лишь часть индивидуальной жизни. Напротив, время реакции этого типа относительно велико по сравнению с очень быстро протекающими установками равновесия, например в клетках органов чувств или в обмене веществ» (102). Здесь в выразительной форме *закон относительной физиологической подвижности* [*проявляется*] *не* [*только для*] *возбуждений в традиционно-физиологическом смысле, а* [*и*] *для инерционных процессов различной длительности.* Энграмма предполагает достаточную впечатлительность субстрата к раздражителям. Дифференциальный отпечаток получается при большой лабильности воспринимающего субстрата (111, 164, 178). Может быть, эти дифференциальные отпечатки соответствуют уже тем колебаниям над длительно развивающимся экспоненциалом процесса, который трактовался в § 16?

«*Так как в величине времени реакции мы имеем меру специфической способности закрепления функций, лежащих в основе явлений, т. е. хими-*

ческих данных, то на основании наших опытов можно высказать общее положение, что компонент реагирует всегда тем длительнее, чем более он инерционен. Состояние равновесия будет изменяться и превращаться в новое под влиянием нового условия тем труднее, чем больше инерция затронутого компонента в организме» (106).

§ 18. Автор становится еще ближе к нашим представлениям о лабильности там, где задается мыслью, что основанием для большей или меньшей длительности реакций может служить участие в процессе *химических равновесных процессов с их скоростями. «Среди возможных объяснений привлекаются также различные скорости многообразных и сложных физико-химических и коллоидно-химических процессов, вроде проницаемости, осмоза и т. д., которые в организме переплетены между собою в едва поддающиеся образованию множества и которые при установке новых равновесий без сомнения играют доминирующую роль. Уже отсюда совершенно несомненно, что, помимо качественных различий, различное число и временное положение в пространстве различных тканей и органов (что то же самое — отдельно физико-химических систем, им представленных) должно, мощным образом влиять на скорость равновесного процесса, ибо понятно само собою, что окончательная установка равновесия между высокоспециализированным организмом и некоторой новой средой будет длиться больше, чем это было бы для одноклеточного»* (110). Но дело здесь не в числе компонентов, скорость установления равновесия определяется независимо от числа участников. Дело в организации и в структуре субстрата (множество и инерция).[12]

Автор приходит почти буквально к нашей проблеме: «организм как система компонентов с различными временами реакции». Времена реакций зависят *от способности затвердевания* соответствующих компонентов и, с другой стороны, *от напряжения и продолжительности* предыдущего состояния.

«Те равновесные состояния, нарушение которых ведет к относительно быстрой установке нового равновесия, могут быть в этом смысле названы *лабильными* равновесиями в противопоставление к медленно протекающим равновесным процессам, компоненты которых производят впечатление *стабильных»* (111).

Здесь нужно остерегаться, конечно, терминологических недоумений.

«В организме разнообразно связано между собою множество равновесных систем различной степени лабильности и стабильности. Это обстоятельство, как уже сказано, имеет следствием, что между отдельными компонентами организма едва ли может установиться истинное равновесие, и может иметь место только приблизительное энергетическое равновесие.

[12] От себя заметим, что структура, слагавшаяся ради ускорения связи, в силу своей сложности может потом и замедлять сигналы и связи. Отсюда все более массирующееся развитие аппаратов объединения (интеграции) во времени аппаратов организованной памяти и срочного воспоминания.

Увязка быстро протекающих изменений равновесия с чрезвычайно медленно протекающими имеет своим следствием также то, что организм после достаточно продолжительного действия некоторого раздражения, например жизненных условий, не может более вернуться к прежней энергетической ситуации, как это было для него возможно до этого влияния. Ибо здесь надо иметь в виду, что состояние равновесия не может существовать как изолированная система, как это бывает в эксперименте, но стоит в действительности в прямой или косвенной связи с другими равновесными системами» (111).[13]

В системах малой лабильности нарушение прежнего равновесия ведет к перестановке системы на новый уровень равновесия. В самый момент перехода — изобильные запоминания. В особенности в этот момент длительно возбужденный фокус подкрепляется всеми текущими мелочами и отличает их в запоминании. Усваивание ритма, усваивание мелочей является гораздо более интимно и органически связанным и характерным моментом с Dauerregung-субстрата!

Представляют очень большой интерес мысли автора о том, что можно назвать судьбою парабиотического фокуса посреди высоколабильных систем (112, 152, 164).

«Равновесная система с инертными (trägen) компонентами принуждена постоянно оказывать все другие и новые ситуации и тогда, когда исходные условия возвратились. Равновесные системы с инертными компонентами находятся, таким образом, после предварительных нарушений в другом состоянии, чем было до этих влияний. *Это обстоятельство говорит не о чем другом, как об историческом моменте в биологии*» (113).

Здесь и органическое место условного рефлекса как предвидимого следствия из гетерохронности организма.

§ 19. В условиях совместного действия элементов различной длительности возвращения к равновесию автор усматривает и различные «Entwicklungpotenzen» организма. В какой степени длительно реагирующий компонент будет способен отложить в себе следы быстро возникающих процессов, это будет характеризовать объем усваиваемых им явлений.

Все, что мы узнаем в живых и ископаемых организмах в поразительном множестве видов, есть *не что иное, как «видимое выражение вынужденно возникающих во времени равновесий, которые вследствие наличия в них инертных компонентов изменяются далее или сохраняются в различных, но всегда закономерных направлениях*» (115).

Весьма интересно для нас представление автора о том, как могут претерпевать изменения также и инерционные компоненты и процессы. «Под порогом» (111, 116, 202) могут копиться впечатления от внешних воздействий, чтобы произвести *наконец видимый сдвиг,* или *мутацию,* в элементе.

---

[13] Здесь, как видно, повторяется мой доклад 1934 г. в Москве.

Итак, «*не только необратимый процесс жизни, но и необратимое изменение видовой структуры в конце концов опирается на увязку быстро реагирующих компонентов с медленно реагирующими компонентами. Это сложное сплетение и наложение разнообразнейших процессов равновесия и равновесных систем, компонентам которых свойственны весьма разнообразные времена реакций, составляет, конечно, характеристическую черту жизненного процесса*» (118).

Там, где изложение автора *от концепции равновесий начинает переходить к концепции скоростей, его понимание почти полностью вливается в наше учение о лабильности. Здесь уместно сказать несколько пояснительных положений в направлении нашей концепции лабильности.*

Проблема физиологической лабильности может быть сформулирована еще и так: как скоро данный субстрат возвращается к исходному равновесию. Именно при этой формулировке наша проблематика вбирает в себя проблемы биологического равновесия. Но вопрос о том, *как скоро* возвращается равновесие, нарушенное альтератором, во многих случаях становится одновременно и вопросом, *как легко* для данной ткани достигается восстановление равновесия. Мы не беремся утверждать в общем виде этой зависимости, но для очень большого ряда случаев эта зависимость очевидна: *чем скорее данная ткань способна возвращаться к исходному равновесию, тем легче и дешевле энергетически обходится ей этот процесс возврата к равновесию и процесс сохранения равновесия.* По-видимому, тут возможно и фактическое упрощение, *редукция в содержании процесса, постепенное вырождение в нем сколько-нибудь сложного метаболизма до превращения субстрата в редуцированную и физико-химическую и физическую системы.* Наиболее лабильные образования, вроде нервного волокна, являются и наиболее редуцированными, почти физическими системами действия.

Другие же системы, начиная с протоплазматического тела нервной клетки, восстанавливают исходное равновесие *значительно медленнее и труднее, с более или менее значительным расходованием (привлечением) энергии совне. Вместе с тем (и по тому самому) они и менее лабильны.*

Есть, наконец, физиологические системы, *вообще не способные восстанавливать исходное равновесие до конца.* Пронесшиеся альтерации остаются в качестве своего рода «шрамов». А клетка после каждой альтерации переходит к новому уровню равновесия, навсегда оставляя в себе или в сочетании себе подобных клеток закрепленный отпечаток пронесшегося момента.

Баркрофт в 1935 г. на Международном съезде говорил: «Для тех, кто мыслит не столько в *плане равновесий,* сколько в *плане скоростей,* всегда интересно разобраться в том, в какой мере организмом используются возможности, соответствующие данным условиям, и составить себе суждение — в случае, когда использование возможностей почти полное, является ли ограничивающий фактор химическим или физическим фактором и какова именно природа этого фактора в данном случае». Точное изме-

рение скоростей для отдельных физических реакций должно было вызвать существенную перестройку в общепринятых до сих пор представлениях о порядке протекания отправлений в органах. «Я попытался вкратце указать некоторые из тех областей, где изучение скоростей принесло пользу физиологии в прошлом; заглядывая в будущее, я предвижу, что количество исследований, идущих в этом направлении, будет возрастать в логарифмической прогрессии и что в будущем *перед глазами тех, кто мыслит в категориях времени, будут раскрываться все более широкие горизонты*».[14]

Баркрофту представляется, что анализ фактов физиологии со стороны *равновесий* и со стороны *скоростей* настолько различен для каждого из этих параметров, что следовало бы говорить о замещении анализа в *равновесиях* анализом в *скоростях*.

Изложенное по поводу книги Доттервейха о равновесиях говорит, что *наш параметр лабильности включает в себя и предполагает собою анализ и равновесий и скоростей одновременно.*

Равновесие (сожительство) между малолабильными участками возбудимой системы и высоколабильными участками в ней же: всегда возобновляемое и никогда не доводящееся до конца усвоение инерционными участками ритма более лабильных участков и процессов, а с другой стороны, всегда ограничиваемое и никогда не прекращающееся действие учащенных стимулов на инерционный субстрат.

§ 20. Химическое равновесие и их законы послужили, несомненно, образчиком и началом для поисков «биологических равновесий». Но это лишь для того, чтобы убедиться затем в глубоком своеобразии и другой содержательности биологических равновесий. Утилизация тенденций к равновесию и соответствующих напряжений при посредстве внутренней организации клетки, по Гоффмейстеру и Михаэлису, достигается *затягиванием надолго наступления конечного момента равновесия. Постоянное отклонение действительного равновесия через организацию скоростей для компонентов* — вот режим очень химически деятельного и реактивно мало лабильного субстрата, готового, однако, реагировать на приходящие более или менее высокие ритмы соответствующими более или менее синхронными с импульсами катализированиями своих реакций (§ 16, конец).

Достаточно определенная солевая среда была нужна как фон, более или менее обеспечивающий то «маловероятное» состояние сожительствующих равновесий, которое мы имеем в протоплазме. Тут опять начинается конфликт между концепцией изначального антагонизма взаимодействующих процессов для создания в качестве равновесного результата стационарного процесса жизни и концепции, согласно которой

---

[14] Ухтомский А. А. XV Международный конгресс физиологов. М.—Л., 1936, с. 58 и сл.

стационарный процесс впервые трогается с места, как некоторое урегулированное и целое состояние равновесия, при определенной *«эквилибрированной среде»,* в которой каждый односторонний фактор, как односторонний, нарушает достигнутое равновесие, сдвигает его, действует как «возбудитель» новых тенденций к равновесию. Ядовитое действие отдельных ионов неодинаково: они могут расстраивать биологическую систему в разных местах и в разных направлениях. «*Эквилибрирование среды*» и может характеризоваться как «взаимное компенсирование ядовитого действия отдельных ионов» (125). В конце концов здесь тот же вопрос принципиального и методологического характера: *стационарный процесс — производитель колебаний и ритмов или он сам есть их продукт?* (§ 7). Если дело идет не о нейтрализации ионами друг друга по закону действия масс, то автор считает, что истинного антагонизма здесь находить нельзя. Если дело [идет] о различии действия ионов на клеточные коллоиды, можно говорить лишь о *псевдоантагонизме,* причем реакцией служит все-таки возврат к равновесию.

Цваардемакер изучал равновесия физиологических субстратов именно как равновесие в физическом и энергетическом смысле. В действительности «*организм в химико-энергетическом смысле должен рассматриваться не как равновесие, но, наоборот, как удерживаемое далеко от стабильного положения равновесия „псевдоравновесие“*», что Берталанффи *выражает своим понятием «динамического равновесия».* Однако, как было сказано, и понятие динамического равновесия может учесть различные степени интеграции биотических структур, ибо, как и цваардемакеровское понятие, оно имеет в виду лишь одну ступень структурообразования. Изучение отдельного «уровня» не может никак заменить изучения их ряда (§ 16, конец). Пфлюгеровское равновесие, прочно оставленное вплоть до возможности работать на минимуме O_2 и даже по инерции в кислородный долг! Понятие *биологического* равновесия характеризуется именно тем, что оно приложимо для всех степеней интеграции, т. е. для всяких мыслимых биотических структур» (130). *Биологически имеется в виду именно тенденция к равновесию, которое практически может быть и недостижимо, пока продолжается жизнь.*

Говорят и можно говорить о равновесии между ядром и плазмой в клетке. Есть ли у нас право говорить отсюда о «Gegenkräfte» между ними? Можно говорить об известном «напряжении» между ядром и плазмой, которое при определенных условиях приводит к делению ядра, а затем и клетки. Со своей стороны я думаю, что пока жизнь клетки текла равномерно, «напряжения» между расходом и приходом и не было, был по существу непрерывно-стационарный процесс; *началось расхождение, запаздывание, стала давать знать себя инерция, начались и колебания. Может быть вполне согласно с логикой автора такое представление, что расхождение интервалов, гетерохронности, а вместе с тем и начало колебаний — постоянный и обязательный признак и сопроводитель жизни.*

«Существенно более быстро реагирующая цитоплазма по отношению к медленно реагирующему ядру оказывается гораздо легче в положении, допускающем „приспособления" к быстро изменяющимся влияниям среды, т. е. возможность вступать с ними в отношения равновесия. Быстро реагирующая цитоплазма, окружающая ядро, как защитная оболочка оказывается в этом смысле выгодной специализацией, без которой медленно реагирующие (т. е. «малоспособные к приспособлению») *вещества ядра подвергались бы гораздо легче быстро изменяющимся воздействиям среды... Инерционные вещества ядра могут при этом реагировать однообразно в течение более продолжительных интервалов времени и тем самым поддерживать известную степень непрерывности в типе реакции»* (152).

§ 21. Для нас представляет несомненный интерес предположение автора, что «Urkern» — первичное ядро — могло образоваться в «живом веществе» как дифференцировка более медленно реагирующих материалов.

«Так как всякое раздражение или, лучше, всякое изменение некоторого жизненного уровня мы рассматриваем как изменение одного из компонентов в системе равновесия, мы должны рассматривать и всякую следующую за этим реакцию как равновесный процесс, специфическое протекание которого будет определяться некоторою нормою» (154).

Если инерционные реакции являются перестановками на *новые* уровни равновесия, то множество реакций оказывается всего лишь возвращением *на прежние уровни равновесия.*

Состав физиологической инерции в более подробном выражении оказывается в следующем.

α. *Мотивировка текущего прежними моментами времени.*

β. *Продолжение далее более или менее по-прежнему, несмотря на наступление новых условий.*

Последний признак и отвечает в особенности тому, что мы называли «затвердеванием», или «закреплением», доминантному типу работы, когда все вновь приходящие факторы идут только на подкрепление начавшейся ранее реакции. Дело не просто в «затвердевании», не в косности, но в специальной комбинации, когда все новое идет на подкрепление прежнего (18, 21, 25, 61, 70, 71, 102, 158).

Оценка биологической реакции как разрешения тенденции к равновесию помогает разобраться во взаимоотношениях инкреторных желез. Нередко говорят там о своего рода *изначальном антагонизме* между железами внутренней секреции. Сплошь и рядом дело идет, однако, о *настоящей кооперации.* «Vagus и Sympathycus приходится рассматривать не как постоянные антагонисты, но в известной степени и как синергисты» (161). У нас Ек. Скрябина, затем проф. Зубков и, наконец, И. А. Аршавский обнаружили, что увеличение или уменьшение работы

одного из них влечет за собой увеличение или уменьшение работы другого. На схеме Цондека (Zondek) и Колера (Koehler) представлена норма $V \rightleftarrows S$ нарушений этого равновесия адреналином (*а*) или атропином (*б*) и возвращение к равновесию уже новому. *Один «антагонист», таким образом, стимулирует другого ради возвращения к равновесию* (рис. 3). В этом же направлении развивается «антагонизм» гормональных систем. Здесь автор допускает, во-первых, подлинно противоположное действие одной железистой группы и другой железистой группы на субстрат и, во-вторых, своего рода гормональный pessimum, когда чрезмерное накопление гормона ослабляет его действие (162).

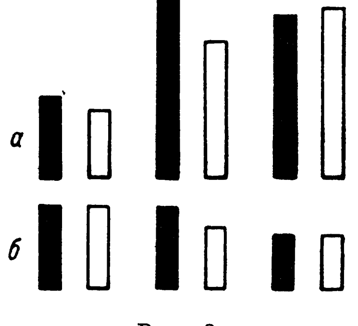


Рис. 3.

Глава, посвященная возбуждениям нервных элементов, рассматривает физиологическую реакцию и здесь как тенденцию к установлению равновесия. Влияние равновесия и тенденции к нему можно усматривать здесь, во-первых, так, что возбуждение ткани есть сдвиг ее от псевдоравновесия состояния покоя в сторону подлинного равновесия и, во-вторых, как отдачу того дополнительного напряжения, которое может быть внесено раздражителями (§ 23).

Но автор подходит к делу еще так: «*Всякая часть организма, воспринимающая раздражение, представляет собою некоторую систему равновесия с различными факторами, внешними для организма, и система эта при изменении одного из своих компонентов, например фактора среды, будет вынуждена стремиться к новому положению равновесия. А так как, с другой стороны, рецептор в качестве компонента внутри многоклеточного организма связан в равновесную систему с рядом других компонентов, всякое изменение в состоянии рецептора должно иметь последствием дальнейшие изменения в связанных с рецептором компонентах. Эти изменения являются в первую очередь тем, что мы воспринимаем как реакции на раздражение. Их возникновение дает нам видеть, что ряд функций в организме может реагировать с необыкновенно высокими скоростями на подведение к ним возбуждения*» (163). С этой точки зрения довольно легко огласить мое представление, что периферические рецепторы зрения и слуха усвоили субстратом гармонические колебания света и звучания, в то время как в дальнейшей нервной сети имеют место лишь нелинейные колебания с различными трансформациями!

Требуется пересмотр и новое развитие понятия *адекватности* раздражения и возбуждающегося субстрата. Это — вырабатывающаяся способность рецептора незамедлительно вступать в равновесие с однажды усвоенным способом раздражения.

Усвоение ритма на периферии является средством для того, чтобы осуществить в той или иной степени адаптацию и усвоение факторов среды в центрах.

Для более или менее длительных изменений в среде организм принужден сдвигаться длительно же к новым состояниям равновесия. Очень краткие изменения и раздражения не ведут к таким перестановкам, и возбуждение ограничивается тогда очень кратким эффектом с возвратом к исходному равновесию. Таковы *эффекты на краткие и быстро переходящие изменения в среде*, которые нельзя не учесть, но которые остаются все-таки «мелочью», поскольку среда в общем удерживает прежний состав. *Сплошь и рядом бывает так, что медленно и почти незаметно изменяющийся фон экологического значения, вкрадываясь, производит глубоко идущие изменения организма, тогда как остро воспринимаемый на этом фоне предмет или отдельный сильный раздражающий импульс пройдет бесследно (или почти бесследно) после очень краткой ответной реакции.*

«Мелочи среды» и местное ограничение реакций на них с мгновенным возобновлением равновесия на местах (ср. быстро заканчивающиеся токи действия в периферийных возбудимых системах); с другой стороны, устанавливание на длительные интервалы «реакций на расстояние» (доминантные установки и перестановки систем на новые уровни равновесия).

Различные порядки и типы синхронизмов с периодами различной длительности (рефлексы на расстояние, условные рефлексы, кортикальные реакции). Эти синхронизмы, направленные на рецепцию текущих «жизненных» условий, соответствуют по порядкам частоты уже не «Erregungsrythmus», но Arbeitsrythmus, а потому с этим последним в особенности и координированы (ср. у автора 65, 104, 111, 163, 178).

Сам автор не обнаруживает склонности изыскивать обобщения между законами возбуждения в физиологических препаратах и законами реагирования сложных биологических систем (165). Найти эту связь, признает он, было бы исключительно плодотворно для науки. Покамест же автор ограничивается тем, что *«законы возбуждения, с одной стороны, и законы изменчивости — с другой, рассматриваются совместно с точки зрения равновесий»* (165).

§ 22. Нет ничего странного в том, что, пытаясь со схемами, выработанными специально для *безынерционной механики,* построить теорию явлений в *нарочито инерционной области*, физиологи не имели успеха. Не всякое изменение среды заслуживает того, чтобы вызвать «возбуждение». Поэтому многие ряды событий в среде протекают под порогом возбудимости физиологических приборов. Здесь уже сказывается способность последних к «затвердеванию», к закреплению и инерции. Но здесь же мы сталкиваемся с замечательными явлениями «вкрадывания» раздражений. Тут исключительную роль играет характер протека-

ния раздражителя во времени. Для физиологии имеет громадное значение процесс *подпорогового вкрадывания* и его влияния на самый порог то в смысле его *приближения* (снижения), то в смысле *отодвигания* (повышения). Со своей стороны мы обратили бы в особенности внимание на переходные торможения на рубежах между тонусами и тетанусами.

«Время реакции, протекающее до установки нового равновесия, тем короче, чем было меньше изменение в среде, т. е. напряжение. А так как при приложении наименьших, не доводящих до возбуждения раздражений положение нового равновесия не очень удалено от бывшего перед этим, и это положение осуществится в кратчайшее время, можно представить себе, что при соответственно-постепенном возрастании силы раздражения или напряжения не возникает заметного эффекта от раздражения, ибо будет иметь место постепенно возрастающее привыкание к возрастающему раздражению, т. е. к плотно следующему ряду последовательных повторений наименьших и завершающихся сдвигов равновесия. Эти сдвиги равновесия, происходящие во время возрастающего привыкания, не так, однако, велики, чтобы они могли произвести изменения в других связанных с ними компонентах в смысле вызова видимого эффекта. Для этого общего толкования не имеет значения, складывается ли привыкание в рецепторе, в центре или в эффекторе, т. е. место, к которому принадлежит порог, который может быть повышен наименьшими сдвигами равновесия» (167).

Перед нами здесь своеобразное истолкование адаптации как приведения к нулю монотонного восприятия. Вопреки Н. Е. Введенскому допускается, что еще и под порогом истинной рефрактерности нет, но еще там могут иметь место явления физиологического торможения!

Очень краткие раздражения при частом повторении не вызывают более реакции. Это обыденное наблюдение, и процесс, при посредстве которого животное *защищается от излишних влияний среды,* — адаптация и торможение вместе.

Автор рассматривает правильно эти явления привыкания к раздражителям как явления, *«опирающиеся на межцентральные торможения, устраняющие отзывчивость к повторным, не вредящим раздражениям»* (168).

«Привыкание к раздражителю должно было быть в большинстве случаев привыканием центров к подводимым к ним периферическим возбуждениям, стало быть *привыканием к возбуждениям* (Erregungsgewöhnung)». Повышение порога раздражения наименьшими сдвигами равновесия не должно происходить непременно в рецепторе, но в преобладающем числе случаев, в особенности у более высокоорганизованных животных, происходит в центрах, способность закрепления (инерция?) которых возрастает в отношении проходящих импульсов возбуждения. Термин «привыкание к раздражению» относится здесь только к кратким раздражениям, но не к длительным изменениям среды (168). Здесь, как видно,

автор вплотную подходит к концепции парабиоза для частного случая пессимума частоты.

§ 23. Адаптация понимается автором как приспособление к монотонному раздражению и монотонному изменению среды. *«Адаптация, говоря вообще, есть приноравливание или приспособление* (Angleichung oder Anpassung) *к новому непрерывно продолжающемуся состоянию раздражения, т. е. к некоторым более длительно продолжающимся изменениям определенных условий среды. Отсюда следует, что процесс адаптации есть не что иное, как процесс равновесный, при котором определенные компоненты организма (например, рецептивные клетки и органы чувств) изменяются в направлении нового равновесия, отвечающего измененному условию среды»* (168).

В некоторых случаях удавалось привести явления адаптации к обратимым фотохимическим процессам. Будденброк (Buddenbrock) сводит процесс адаптации к следующему. Под действием света фоторецептивное вещество S распадается на P и A. При постоянном освещении определенной силы устанавливается равновесие $S \rightleftarrows P+A$, для каждой силы освещения имеющее свой пункт устойчивости. Это так по опытам Велша (Welsh) на Palaemonetes vulgaris.

«Так как состояние законченной адаптации к тени представляет собою состояние равновесия, возможное для специального механизма адаптации, мы узнаем в ходе изменения скорости адаптации отчетливый пример общего закона для скорости реакции» (170). Кривая адаптации поднимается сначала круто вверх, скорости процесса велики, но затем кривая принимает горизонтальное направление.

Автор говорит, что рефрактерная фаза «в общем» понимается как утомление в заключении возбуждения (или в присовокуплении к возбуждению!) — in Anschluss an der Erregung. «Независимо от того, как могут представляться процессы, протекающие во время рефрактерного периода, мы должны его рассматривать, говоря вообще, *как время, в течение которого прекращается тот сдвиг равновесия, который был произведен раздражением в форме возбуждения. Во время фазы восстановления, следующей за каждым возбуждением, как выражается и Фрелих* (Fröhlich), *„нарушенное раздражением равновесие восстанавливается“* (170). Вот тут-то опять у автора и неясности: *само по себе возбуждение возвращает равновесие или нарушает его?* Во время рефрактерной фазы, а стало быть и возбуждения, — „die Gleichgewichtsveschibung“, die durch den Reiz in Form der Erregungszustande gekommen war, wieder rückgangig gemacht wird».

Здесь возбуждение мыслится как нарушение и нарушитель равновесия, и вместе с тем на него же приходится и функция восстановления равновесий. Требуется вдумчивое разъяснение (§ 21). Химическо-нутритивную трактовку рефрактерной фазы автор не склонен принимать и вместе с Ашером (Asher) готов думать, что «пока мы не знаем более

точно природы процесса возбуждения», нельзя говорить уверенно и о природе рефрактерной фазы, но это во всяком случае не утомление. «Вероятно, что процесс, обусловливающий возбудимость *вследствие способности к подкреплению (затвердеванию?), колеблется во время рефрактерного периода ниже границы нормальной возбудимости, так как перед этим в непосредственном следовании за раздражением он давал колебание, превышая эту границу»* (170). Возбуждение как принципиально двухфазный процесс.

Фазовые изменения при нервном возбуждении отмечаются автором в тех картинах, когда есть длительные колебания в амплитудах токов действия. Сюда он относит экзальтационную фазу Введенского (приписывая первенство К. Люкасу и Эдриану!» и. последействия в сетчатке: «негативный начальный толчок», «позитивное вступительное колебание», «вторичное поднятие» и «положительное колебание при затемнении» (Кольрауш).

Кстати, «время реакции» электрофизиологов понимается специально как скрытый период — значит, не как время установки равновесия: последнее, согласно определению, длится, пока не установится новое равновесие соответственно новым условиям (172). Принципиальное совпадение кривых освещения с кривыми привыкания, сопровождающееся наступлением нового равновесия в заглушенных колебаниях, чрезвычайно удивительно. Теоретическое подчинение этих сложных явлений принципам равновесия не может, конечно, заменить собою анализов физико-химических процессов, лежащих в основе этих явлений.

«*Фазно протекающими процессами надо, вероятно, считать также и осцилляции, которые представляются характерными для всех процессов возбуждения, судя по существующим до сих пор опытным данным.* Осциллирующие состояния возбуждения, по сравнению с большинством рассмотренных до сих пор фазных явлений, характеризуются столь чрезвычайно высокими частотами, что их было возможно регистрировать лишь посредством чувствительных электрофизиологических методов с усилениями. Частоты, различные в отдельных случаях, достигают многих сотен колебаний в секунду. Колебательные процессы возбуждения идут, как известно, не только от рецептивных клеток, продолжаясь далее в чувствующих нервах как соответствующие импульсы возбуждения, они могут также производиться самой центральной нервной системой, без побуждения со стороны дополнительного периферического импульса» (174). «И в мышечных токах действия выступающие фазы и ритмы в конечном счете должны рассматриваться *как колебания равновесных процессов*»[15] (ibid.).

---

[15] Вопреки тому, что стационарный процесс жизни, как динамического равновесия на достаточном расстоянии от уровня стабильного равновесия, автор считает первичным процессом, производящим колебания, но все-таки оказывает иногда суеверную наклонность к дуализму геринговского толка. Так, для явлений в нервно-мышечном аппарате он привлекает «Kräfte Gegenkräfte» (92, 93, 142).

§ 24. Для экологических раскрытий дает себя знать тот же, как бы противоречивый момент: имеется тенденция уходить все вновь и вновь от покоя и равновесия, и в то же время констатируется тенденция вернуться к покою и равновесию. В общественных коллективах это особенно подчеркнуто: «Как будто в буре есть покой!» Когда-то Отто Либман (Otto Liebmann) отмечал, что в инвентаре научных понятий не обойтись без понятия и фактора δύναμις. Вот такой же *фактор, все вновь и вновь уводящий от покоя и равновесия,* необходим там, где есть биологическое динамическое равновесие.

В экологии признаки *целесообразности* в результате процесса берутся за основание для речей о равновесии наподобие того, как в физиологии *адекватности* должен исполнять то же задание! (ср. 13, 16, 28, 36, 45, 124, 140, 163, 176). Прибегание к категории цели оправдывают тем, что это всего лишь та же тенденция к равновесию, что и в термодинамике. Здесь кроется предвзятая догматика и притом опасная!

Акты приспособления мы должны рассматривать, как *процессы равновесия,* а сложившиеся приспособления, наоборот, как более или менее «стабилизированные состояния равновесия» (177). Приспособление почти всегда условно и «не всякое состояние равновесия должно представляться нам как „sinvolle“ и „nutzliche“ приспособления» (ibid). Есть уравновешенности, с которыми мы боремся и которые будет лучше возвратить к работе.

Обратимые равновесия есть и в экологии, пока сохраняются необходимые для них компоненты пейзажа, питания, видораспространения. Вспомнить [высказывание] Леопольда Буха о Берлине: «Это сосновый бор на песке»! Они есть там, где ведущие факторы не прекращаются, инерция продолжается, тенденция вернуться к прежнему продолжает проявлять известное напряжение, а прочие процессы разыгрываются над этой тенденцией, пока она сохраняется как латентная возможность.

«Мелочи» экологических равновесий, как и частые осцилляции возбуждений в физиологических приборах, — не столько выражения приспособления и усвоения, сколько орудия и инструменты усвоения впечатлений среды данным биологическим равновесием или данным центральным аппаратом (ср. 163, 164, 165, 178).

Привыкания являются также примерами биологического уравновешивания и вместе с тем усваивания нового фактора. Чтобы достигнуть результата уравновешивания, бывает нужно то или иное изменение в обоих участках: и того, кто привыкает и усваивает, и того, к чему вырабатывается привычка. В различных примерах привыкания обращает на себя внимание в особенности то изменение одного участка, то в особенности изменения другого. Когда человек усваивает *пищу*, сам он мыслится неизменяющимся, изменяются же усваиваемые материалы. Явления иммунитета подчеркивают необходимость изменения обоюдно и «антигена», и того, кто с ним «осваивается» или к нему привыкает. Иммунитет в высшей степени типичное «следовое» явление — выработка по по-

воду «антигена» такого *следа* от соприкосновения с ним, который давал бы возможность при следующих встречах с ним же реагировать по-новому, облегченно. Но после выработки иммунитета, как и после выработки условного рефлекса, само животное стало уже новым, более или менее значительно сдвинутым от своих исходных свойств.

«Привыкания к яду и явления иммунитета являются характерными процессами равновесия, которые ведут через определенное время к состоянию равновесия, отвечающему измененному условию... Лежащие здесь в основе явления привыкания не существенно, но лишь составом компонентов отличаются от привыканий, обусловленных центральной нервной системой, ведущих часто к так называемым привычкам (изменениям реакции, дрессировкам)» (181—182).

Замечательные закономерности открываются в модификациях культур под влиянием изменяющихся сред и по мере привыкания к последним (Hartmann на Conium pectorale, 1924). Следовые явления обнаруживаются при возвращении к прежним условиям.

«Dauermodificationen» дают себя знать в опытах с Paramaecium, который становится до известной степени невосприимчивым к мышьяковой кислоте. Невосприимчивость его остается и после возвращения в среду, свободную от мышьяковой кислоты, постепенно, впрочем, ослабевая.

Приобретенная невосприимчивость Trypanosoma сохраняется в течение нескольких генераций (Ehrlich).

Продолжительность сохранения следа зависит от продолжительности первоначальной обработки агентом, след которого изучается (конечно, тут надо говорить об *оптимальном времени,* ибо неосторожная обработка антигеном *вместо привыкания приведет к смерти*!).

Новый интерес приобретает сопоставление активно выработанного и пассивно привитого иммунитета.

Таким образом, нарушения и восстановления равновесий ведут к соматическим изменениям в организмах. «Есть основание думать, что в возникновении длительной модификации еще нет окончательного состояния равновесия между организмом и новыми условиями среды, ибо способность затвердевания наиболее инертных компонентов в организме (генов) еще не преодолена окончательно. Полная установка равновесия имела бы место тогда, когда длительная модификация делается наследственно устойчивой, т. е. когда также и наследственные структуры изменялись бы соответственно новым условиям равновесия» (187).

Конечно, если мир необратим и утекает необратимо, Dauermodifikationen есть всегда и неизгладимо. На них накладываются новые модификации!

«Усвоение» или «освоение» антигена или вообще новые условия среды — предполагают ли его уничтожение? Или только новую реакцию с ним? И тормозимый, и тормозящий агент продолжает заявлять о своем действии при физиологической трансформации нервной реакции. Волтерек (Woltereck) отмечает, что «вещества, полностью прекращающие вне-

дрение бактерий и прочих паразитов, должны мы приписать организму совершенно гипотетически, когда мы учитываем его прочие физико-химические отправления, допуская, что они не возникают или возникают в недостаточном количестве: то, что находим в организме, это, вообще говоря, состояние *равновесия*, которое удостоверяет наличие и хозяина, и паразита» (192).

Равновесие предполагает наличие обоих его участков. Лишаи представляют собою превосходные примеры равновесий, в которых дело идет уже о *сверхиндивидуальных организациях,* в которых дело доходит до столь тесного сотрудничества, что можно говорить об *едином организме*! (ibid.).

§ 25. Отдельный организм есть компонент жизненного сообщества — леса, луга, ландшафта. Немало новых слов и концепций предложено для различных форм таких сообществ. «Словеса беззаконных превозмогоша нас...». Можно согласиться, что и здесь устойчивость сообщества есть выражение равновесия ее факторов (Мёбиус (Möbius), Развой и др.).

По существу будет более реально говорить лишь о тенденции к равновесию в данном «биоценозе», так сказать *«от кучи к сообществу»*: от множества к упорядоченному множеству, к *ансамблю.*

В каждом данном конкретном отрывке жизни, вроде домашнего аквариума, когда-то еще установится «равновесие»? В каждом отдельном случае нужно еще измерение времени, требующегося для местного уравновешивания факторов до более или менее постоянного и оформившегося состояния (*«время реакции»*).

Как в научной истории, мыслитель здесь имеет опасность впасть в оппортунизм: все, что бы ни случилось, он будет, пожалуй, оправдывать, как «выражение равновесия». Идеальное положение научного историка, когда он находит возможным обо всем фактически совершающемся говорить, что оно и не могло быть иначе! «То, что есть, не может не быть» — вот успокоительное положение, которое, однако, не отвечает ежедневной и осязательной практике!

Практически возможно и интересно отметить *различные степени устойчивости устоявшихся равновесий*, естественных исторически сложившихся или организованных искусственно, — равновесий, сложившихся веками и проверенных историей, или равновесий пробных и экспериментально устраиваемых.

Кстати сказать, если для данной группы факторов возможны равновесия более устойчивые (например, геолого-экологический Берлин) и менее устойчивые (например, политический Берлин), то перед нами открывается принципиально новая возможность иметь квазиобратимые процессы для мира равновесных реакций: возврат от менее устойчивого равновесия к более устойчивому равновесию (§ 4). Вот в этом смысле отдельная осцилляция физиологического возбуждения с возвратом к исходному состоянию есть быстрый сдвиг в менее устойчивое состояние равно-

весия с мгновенным возвратом в более устойчивое состояние силами последнего.

Длительно продолжающимся процессам равновесия посвящен весь II отдел книги, впрочем небольшой (200—225). Сюда относится, конечно, и отношение между жизнью ткани в относительном физиологическом «покое» и жизнью ее в более или менее быстро проходящем возбуждении. *Если бы физиологически и физико-химически возможно было такое положение, когда более потенциальное состояние как-нибудь стало бы и более устойчивым, принадлежа более длительно складывающемуся комплексу равновесных условий, тогда несравненно легче было бы понять быстрый возврат к этому устойчивому равновесию, хотя оно и более потенциально.*

«Привыкание имеет уже место, когда организм через некоторое время лучше переносит новые условия, например повышенное содержание солей в воде, чем это было ранее. Такая перестройка привычек, которая ведет к восстановлению сниженных перед этим процессов жизни и при этом может иметь вполне адаптивный характер, должна совершенно вынужденно вести к соответствующей установке физиологических процессов, которые при этом принимают участие» (201).

При очень медленных перестановках равновесия и самые инерционные элементы организма претерпевают сдвиги, ибо принципиально они не отличаются от прочих компонентов. Требуется лишь *адекватность внешнего, наружного и внутреннего процесса по времени протекания. Изменяться должны и вещества ядер в клетках, и гены.*

Мутации характеризуются своей внезапностью, скачкообразностью. Они могут в своей внезапности принимать и спонтанный характер неожиданности, когда не удается уследить соответствующих стимулов.

Мощными стимулами оказываются лучи Рентгена, γ-лучи, α- и β-лучи, ультрафиолетовый свет.

Частота мутаций прямо пропорциональна приложенной дозе облучения (Тимофеев-Рессовский и сотрудники, 1935). По геттингенским авторам, ген есть структурированная межатомная группировка, которая находится в прочном равновесии, но может переходить к другим равновесиям с новой группировкой атомов.

Перестановка атомов в группе может происходить, по-видимому, под действием энергии коротковолнового излучения: состояние электронов изменяется под действием внешней энергии. С другой стороны, и колебательное состояние атомов между собою может измениться, когда эти так называемые тепловые колебания внезапно переходят через порог энергии, характерной для текущей атомной связи. Тут и может получаться *скачкообразный процесс мутации.*

Автор кормил крестовых бабочек пищею, богатою гормонами, витаминами, алкалоидами. Опыт велся над последовательными генерациями в надежде, что постоянно накопятся влияния, способные подействовать на гены (1939 г.).

Частота мутаций при этом почти что не изменилась.

Затем применены рентгеновские облучения как дополнительный раздражитель. Если предыдущие влияния могли быть «факторами подготовки», рентгеновский стимул мог стать «фактором осуществления» для копившегося подпорогового процесса.

Теперь мутации явно участились на объектах, предварительно обработанных физиологически. «Естественно понимать повышенную готовность к мутациям как действие подпороговых раздражений, которые до известной степени снизили или разрыхлили стабильность генов, но которые в отдельности были недостаточны для вызова мутаций» (208).

Автор подчеркивает сходство с нервными процессами, как делал я в статье 1928 г.[16]

«Мутация сама по себе, судя по нынешним опытам, возникает как „разрешение“ подобно явлению, лежащему в основе закона „все или ничего“, — или полностью, или никак... Если отдельные реакции и процессы возбуждения и мутабельности могут быть различными, *далеко идущее совпадение обоих явлений указывает на присутствие связующих общих закономерностей, которые можно предвидеть из принципов равновесия»* (208).

Повышенная готовность к мутациям после химической подготовки организмов постепенно в генерациях изменяется: сначала возрастает, затем ослабевает. Частота мутаций тем больше, чем больше была взята концентрация алкалоида, т. е. чем больше химическое раздражение. Кривая учащения мутаций как кривая привыкания отличается от других кривых привыкания, вероятно, не принципиально, но в связи с осложнениями от летального действия химических факторов ([Доттервейх], 1940). В общем стало очевидно, что *«стабильность наследственных компонентов снижается подпороговыми раздражениями, и тогда готовность к мутациям сильно возрастает;* так что с приходом сильных раздражений (рентгеновское облучение) частота мутаций соответственно может сильно возрастать» (214).

§ 26. Мутабельность рассматривается как последствие из физиологических процессов равновесия. *Между генами и прочею клеткою существуют взаимодействия, вследствие которых длительные изменения в физико-химическом состоянии клетки действуют разрыхляющим образом на субстрат генов.* Подпороговые влияния, накопляясь, доводят до мутации: *новое равновесие достигается скачком.* Штубе (Stube) в 1935 г. нашел, что старение семян увеличивает мутабельность. Это подтверждено Картледжем (Cartledge) и Блейксли (Blakeslee) (1934). Русские авторы дали много примеров того, как химические влияния на клетки увеличивают готовность к мутациям и «спонтанные» мутации.

---

[16] Имеются в виду статьи: «Усвоение ритма в свете учения о парабиозе»; «Раздражитель и возбуждение с точки зрения эндокринологии и физиологии нервной системы». — *Прим. сост.*

Физиологическое равновесие клетки изменяется и тогда, когда при образовании помеси гены различного происхождения складывают[ся] в некоторый новый геном. Новый ген — это новое равновесие между генами взаимодействующими, *новое «интергенетическое равновесие».*

При межвидовых помесях стерильность является внешним выражением тех очень сильных нарушений интергенетического равновесия, вследствие которого деление хромосом и клеток становится более невозможным.

Принцип затвердевания, закрепления следует допустить и для субстрата наследственности: «Приложение этого принципа вело бы к заключению, что определенная *частота* спонтанной мутабельности может опираться на последействие процессов, имевших место в предыдущем, так что *произведенная ранее сильная мутабельность от нарушений равновесия продолжается долгое время еще и тогда, когда самих повышающих мутабельность условий более уже нет* (классическая инерция).

Что это предположение более вероятно, чем кажется на первый взгляд, подтверждается тем, что свойство, которое у нас было названо затейливо как способность закрепления, могло быть найдено среди генетиков под именем «генов, усиливающих мутацию» (219). Здесь опять и опять *инерция заданного ранее с продолжением в новых условиях* (ср. 158). При этом приходится признать, что при прочих равных условиях способность инерционных веществ к закреплению со временем увеличивается. «Чем дольше инертное вещество однообразно выполняет свойственную ему при определенных условиях реакцию, тем дольше будет сохраняться эта реакция при изменении условий и тем стабильнее будет соответствующий ген» (ibid.).

Установлена различная мутабельность различных генов. Говорят о более *лабильных* и о более *стабильных* генах. Это все та же *способность закреплять и продолжать уже при новых условиях прежний тип реакции.*[17]

Гены, передающие наследственно основной тип координации в организме, вследствие их долгой жизни и, может быть, соответственно длительной взаимной констелляции достигают такой меры стабильности, что наши современные экспериментальные методы оказываются недостаточными, для того чтобы вызвать в них изменения; и в природе изменения такого объема («внешние мутации») принадлежат к величайшим редкостям. Из этого предположения легко объяснить, что эксперимент [происходит] и в природе, [и] мы *видим изменения только таких свойств, которые касаются не важных, т. е. не затрагивающих основного типа признаков (как, например, шерсти, оперения, цвета глаз и т. п., т. е. таких генов, которые имеют наименьшую способность к закреплению,*

[17] В так называемом «усвоении ритма» дело идет не о чем другом, как о том, что каждый отдельный толчок в ряду, как и ряд толчков, оставляет в субстрате активные следы, которые поддерживаются следующими толчками опять и опять. Это инерция активности вместо инерции инертного покоя.

потому что они наиболее молоды) (220). Наиболее высокие и прогрессивные приобретения организмов еще не успели закрепиться и пребывают *относительно рыхлыми и изменчивыми.*

Между прочим, здесь, может быть более, чем в других местах, видна радикальная разница между высшей лабильностью и высокой изменчивостью! Высоколабильный в физиологическом смысле — высокоработоспособный и надежный, ибо он наименьше изменчив в своей деятельности! И еще заметка: *глубокая и интимная консервативность* профессиональных биологов ведет к тому, что наиболее прочные признаки они готовы считать и наиболее важными, так как *относительно легко устранимые, сбивающиеся и еще не закрепившиеся признаки оппортунистически считают за второстепенные и неважные, за которые не стоит и бороться потому самому, что они пока слабы!*

Имеют ли мутации «приспособительное» значение? По содержанию они разнообразны и могут как содействовать «vitalität», так и уменьшать его. Если консервативный «vitalität» во что бы то ни стало есть очень важное достижение, то в свете его и приходилось бы оценивать и мутации.

«*Адаптивное значение мутации по отношению к внешним для организма условиям является в известной степени даже невероятным, потому что специфические изменения генов производятся не непосредственно внешними раздражениями среды, но в первую очередь физиологическими раздражениями, которые возникают вторично по поводу внешних влияний.* Что же касается этих физиологических раздражений, то качество их в своих деталях так мало известно, что нельзя сказать, является ли специфическая мутация адаптацией к эндогенным физиологическим раздражениям или нет» (221).

Относительно генома надо признать, что он может «привыкать» к действию под медленными влияниями, так что действие это продолжается инерционно и тогда, когда будут совершенно другие условия. «Происходит ли такое более постепенное устанавливание генома посредством наименьших мутационных сдвигов или дело идет, быть может, о постоянном перегруппировании межгенной системы равновесия, которого мы еще не можем уловить современными нам средствами, это не может быть решено вследствие недостаточности опыта. Но что геном и принципиально может быть установлен функционально без заметных изменений в нем, подтверждено некоторыми новыми наблюдениями, в которых дело идет, очевидно, о постоянно складывающихся явлениях привыкания» (222). «Говоря вообще, для решения вопроса о том, в какой степени изменения наследственных компонентов, возникающие под влиянием процессов физиологического равновесия, несут в себе адаптивный характер и могут быть факторами наследственных приспособлений в эволюции, мы имеем пока лишь первые указания» (223).

Что касается отбора, он является выразительным *экологическим процессом равновесия.* Равновесие это должно изменяться с изменением

внешних условий, а также с вхождением новых компонентов в популяцию, когда будут возникать новые мутации. Мутации, если имеют они выгодные черты для жизни, поддерживаются отбором. Результаты отбора и борьбы за существование могут быть изучены количественно и представлены в виде кривых. (Тут автор совершенный дарвинист: перепроизводство мутаций, отбираемых затем борьбою перед лицом среды). Тут мы имеем типичные процессы равновесия с запаздыванием в течение отдельных компонентов и вследствие этого с типичными колебаниями нелинейного типа (Volterra, Haldone, Wright, Plätau). Перед нами *физиологическая инерция с возможными равновесиями между двумя или многими ее потоками.*

Появление мутации в уравновешенно живущей популяции (или биоценозе) является началом нового равновесного процесса. Изменившиеся условия равновесия со своей стороны производят влияние на прочих участников группы, на рефлексы, отправления, питание их. Отсюда новые мутации и новые изменения компонентов наследственности.

Если при этом *ненаправленная* мутабельность всего лишь изменится количественно, процесс отбора будет поддерживать новые мутации в определенном направлении, будут оставаться наиболее подходящие для текущих условий мутации; отсюда можно понять возникновение рас, видов и приспособлений.

«Как можно видеть уже из этих кратких намеков, эволюционный процесс характеризуется сложным взаимопроникновением разнообразнейших физиологических и экологических равновесных процессов» (225), *инерционных процессов индивидуальной и коллективной жизни,* влекомой историческим процессом, в котором всякий последующий момент является судом над предыдущим, фактическою проверкою на практике проектов и ожиданий, двигавших события в предыдущий период.

16—17 окт. 1941 г.

* * *

Всегда производит чрезвычайное впечатление, когда из *обыденного и очень близкого* к нам возникает *великое.* Это оттого, что контакты, ближайшее и обыденно наглядное мы считаем «за всамделишное», действительное, и нам очень удивительно, как это в таком ближайшем и обыденном к нам может быть неожиданное, великое. Это или действительная скромность, смирение, или то близорукое свинство, которое не может видеть ничего, кроме своего ближайшего, и не допускает существования вне того, что известно и привлекательно для пятака.

α. Быстрое возвращение к исходному состоянию в обратимо реагирующих системах биологически легко понятно; это *обеспечение готовности встретить опять во всеоружии изменение* в среде или в организме внутри, на кратчайших интервалах.

1. Быстро проходящие и в отдельности вполне мимолетные возбуждения отдельных волн не успевают изменить «целого» и остаются по отношению к нему *подпороговыми* влияниями.

2. Они могут выполнять определенные задания в периферии, не успев возбудить длительно и необратимо процесса в центрах и в организме в целом. Вот тогда они останутся и сами по себе, и для организма в целом вполне обратимыми, т. е. преходящими, факторами.

3. Но будучи подпороговыми для центральных малолабильных систем, они могут служить суммации возбуждения последних и постепенно накапливать возбуждение в них до возникновения уже «мутаций», длительных и необратимых, ставящих все поведение организма на новый путь.

4. С момента, когда «мутация» началась, роль отдельных волн возбуждения радикально меняется, и она переменна в зависимости от фазы, переживаемой длительным возбуждением.

β. Реакция вполне обратима, *если она в отдельности не влияет (не успевает повлиять) на «целое» и последнее остается прежним.* Значит, мимолетные реакции с возбуждением к прежнему уровню равновесия — это специальная черта тканей, обеспечивающих чисто местные и местно могущие заканчиваться процессы.

γ. Эти быстро преходящие и способные чисто местно закончиться волновые возбуждения без сомнения *производны и вторичны по сравнению с реакциями общего значения* и широкого охвата, переставляющими весь организм на новый и необратимый уровень равновесия.

δ. Вполне совпадает с представлениями Н. Е. Введенского, что именно последний *затяжной и необратимый тип возбуждения* является коренным, *первичным* и производящим из себя вторично осцилляторные возбуждения периферийных приборов (§ 11, 13, 14, 22, 23).

ε. *Различная относительная лабильность*, различная инерция и различная скорость реагирования как обязательная черта организма (§ 16 — условие гомойостазиса и § 17—19).

ζ. *Доминанта, выносящий компонент устойчивого поведения и парабиоз как длительная перестановка равновесия* (§ 16).

III

ПРОБЛЕМЫ НЕЙРОГУМОРАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ФУНКЦИЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

РАЗДРАЖИТЕЛЬ И ВОЗБУЖДЕНИЕ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ЭНДОКРИНОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

(Посвящается *Е. И. Бронштейн*)

Еще недавно физика представляла собой группу разрозненных, обособленных глав, каждая из которых слагалась и развивалась из своих собственных понятий. На глазах нашего поколения, когда электромагнитное мировоззрение оказалось способным обобщить отдельные разветвления физической науки, эти самостоятельные главы слились в единую систему понятий. Подобно этому современная физиология представляет и, вероятно, еще долго будет представлять из себя ряд глав, разобщенных между собою настолько, что одни и те же понятия имеют часто различный смысл, например в обиходе невролога, эндокринолога или какого-либо иного специалиста-исследователя. Более того, в пределах одной и той же главы — в учении о нервном процессе — наиболее обиходные понятия вроде «раздражителя», «раздражения», «возбуждения», «возбудимости» имеют часто различное значение в употреблении даже отдельных школ, вследствие чего у представителей этих школ нередко рождается взаимное непонимание, даже когда они речь ведут об одном и том же предмете. Различные навыки как в наблюдении фактов, так и при употреблении определяющих их терминов, различный методологический подход, наконец различные скрытые философские тенденции, которые привносятся заранее в дело истолкования явлений, — все это разнообразит содержание одних и тех же понятий. Между тем предмет физиологического исследования в конце концов один — динамика живого организма в его целом, и уже это одно заставляет ожидать с нетерпением того времени, когда наши обособленные учения придут к взаимному соглашению и войдут в единую обобщенную систему понятий, способную предвидеть и охватить все разногласия как свои частные случаи.

---

[1] Доклад на XI научном заседании Ленинградского отделения Российского эндокринологического общества 25 марта 1927 г. — Вестн. эндокринол., 1928, т. 2, № 6 (12), с. 481—487; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 319—324. — *Прим. сост.*

Для нас, неврологов, заключается большая выгода в том обстоятельстве, что наши понятия «раздражителя» и «возбуждения», бывшие еще недавно специальными терминами учения о нервных реакциях, стали применяться и в гуморальной физиологии, а в последнее время понятие «возбуждения» получило применение даже в электронной химии.

В законном стремлении уточнить и тем самым сузить свои понятия неврологи стали употреблять эти термины в своей области, pro domo sua все более специфично, быть может уже чрезмерно специфично, постепенно удаляясь от того первоначального и общего их значения, которое было связано с ними в представлении основоположников физиологии. Под «раздражителем» стали понимать исключительно нарушителя нормы покоя, а под «возбуждением» — только ток действия. В своей области, в нервной физиологии, это облегчало рассуждения, открывало путь к созданию логически законченных и потому правдоподобных теорий. Но вместе с тем это порою приводило и к недоумениям. Чрезмерно узкое понимание раздражителя как нарушителя нормы постепенно стало приводить к убеждению, будто одни только быстрые изменения среды могут быть раздражителями для организма, а длительные и перманентные влияния раздражать не могут (Гоббс, Дюбуа-Реймон), а также будто всякий рефлекс принципиально и непременно есть оградитель организма от влияний среды и организм будто бы только и занят тем, чтобы, подобно философу-пессимисту, уклоняться от соприкосновения с раздражителями среды (воззрение большинства популярных учебников до Ландуа включительно). Становилось непонятным, каким образом раздражитель, в принципе нарушитель и растратчик потенциалов ткани, фактически может приводить к накоплению потенциалов в упражняющемся органе (ср. возражения Дастра против учения о «функциональной ассимиляции»). Отождествление же «возбуждений» с токами действий вело к пресловутому закону «все или ничего» и вместе с тем препятствовало усматривать физиологическое возбуждение в актах напряжения и сокращения мышечного вещества или в излиянии секрета из железы (Бернштейн, Гоч и др.).

За каждой спецификацией понятий и за каждой теорией есть своя история, и в этой истории — свое оправдание. Но нередко бывает полезно пересмотреть истоки, откуда берет начало расхождение глав о нервной системе, об обмене веществ, о физиологии крови. Это оградит нас от односторонностей и чрезмерных претензий теории, и это даст нам почувствовать, что при всей своей специализации физиологическая мысль движется единым фронтом.

Если с этой точки зрения мы остановимся на наших понятиях о раздражении и возбуждении в связи с тем, как они освещаются у эндокринологов, то мы увидим, что понятия эти ныне имеют, и вполне законно, гораздо более широкое и разнообразное в физиологическом смысле значение, чем мы еще так недавно привыкли думать.

«Раздражитель», как его понимают эндокринологи, — это гормон, химический агент, вырабатываемый тем или иным органом при его возбуждении и рассылаемый через жидкие среды без определенного адресата — «всем, всем, всем». Раздражителем для другого органа он становится постольку, поскольку в одном из множества адресатов оказывается налицо химическое сродство, так или иначе подходящий и впечатлительный рецептор. Недавно выяснилось, что и особенно нервные влияния связаны с выработкой в периферическом приборе таких веществ, которые наподобие гормонов могут переноситься через кровь и вызывать соответствующие реакции в отдаленных органах, если последние обладают подходящим рецептором (Леви, Цондек, Душе и др.). Для теоретической мысли гуморальная и нервная связь между органами стала принципиально сближаться (Самойлов); разница между ними в конце концов лишь в том, что нервная связь посылает импульс лишь определенному адресату, без случайностей перехвата и перлюстрации, по однозначно намеченному и значительно ускоренному пути. Возможно, что и в пределах самой центральной нервной системы отдельные центральные группы сообщаются между собою, помимо нервных проводников, также через гуморальные и химические влияния (ср. «Fernsendertheorie» Леви).

С точки зрения гуморалиста, «раздражитель» перестал быть чуждым для раздражаемого субстрата, случайным «нарушителем нормы равновесия». Он «раздражает» лишь тогда, когда имеет специфическое сродство с раздражаемым органом, т. е. когда в последнем имеется соответствующий рецептор. И орган отнюдь не нарушается в своей жизнедеятельности под влиянием раздражителя-гормона, но впервые достигает своего нормального рабочего значения в общем концерте тогда, когда раздражитель на него действует. Печень и нервная клетка усиленно накопляют свои углеводные потенциалы лишь тогда, когда до них доносится гормон инсулин.

Уже старинные неврологи, Холл и его ученики, догадывались, что экспериментальные раздражения обнаженных нервных стволов способны затемнять нормальные функции органов, ибо нормальная функция нервного прибора опирается на деятельность специальных рецепторов в покровах и органах, восприимчивых только к специальным, так называемым «адекватным раздражителям». И активное состояние возбуждения в органе, вызываемое нервными импульсами, является не столько нарушением вожделенного покоя, сколько количественным повышением той физико-химической деятельности, которая продолжалась и во все время так называемого покоя (Варбург, Мейерхоф). Состояние возбуждения — это не просто повышение траты потенциалов, но в одинаковой степени и повышение компенсационного процесса накопления, причем компенсации при нормальной деятельности сплошь и рядом могут идти через край (Винтерштейн), так что именно возбуждение и работа могут в особенности накоплять местные потенциалы, усиливать цитопластический процесс, увеличивать возбудимость и работоспособность, строить орган. Мы

знаем теперь, что нервный импульс может вести к выработке в периферических органах «сенсибилизаторов» вроде холина, и, таким образом, возбуждение, только что пронесшееся в ткани в предыдущий момент, не только не «истощает» работоспособности и возбудимости органа, но подготовляет в нем вящую впечатлительность к последующим стимулам (Le Heux). Сами продукты местного нервного возбуждения — слюна, пептоны, аминокислоты — могут служить подкрепителями дальнейшего местного возбуждения в том же направлении (Демур, Абдергальден, Гельхорн).

Тесно сплетенное с эндокринологией учение о витаминах поставило на очередь вопрос о физико-химической природе стимуляторов обмена веществ, способных производить могущественные влияния в организме при самых ничтожных дозах «раздражителя». Такими веществами оказывались иногда просто промежуточные продукты распада белков вроде лизина или триптофана; в других случаях приходилось признать специфические вещества, непосредственно сближающиеся с инкретами. Несоизмеримые отношения между количеством действующего гуморального раздражителя и объемом вызываемого им физиологического эффекта наводили на сопоставления и сближения некоторых гормонов и витаминов с катализаторами.

В противоположность старому представлению о раздражителе как чуждом живому веществу нарушителе и даже разрушителе, с которым организму необходимо постоянно бороться, стало намечаться представление о раздражителе как ускорителе и усугубителе тех реакций, которые материально и энергетически были обеспечены в живом веществе и до него, но не совершаются заметным образом, пока не будет преодолено сопротивление, своего рода «химическое трение» или инертность. В доминантном процессе, который подготовлен прошедшей историей организма и живет, быть может, давно, но до поры до времени скрыто, с тем чтобы бурно и неожиданно выявиться по поводу случайных и как будто не идущих к делу раздражителей, — в этом процессе раздражитель более всего сближается по своему смыслу с катализатором, а само доминантное возбуждение — с каталитическим подкреплением того, что было задано в предыдущем, но скрывалось от наблюдателя. Раздражитель приходит здесь не как нарушитель, но как проявитель того, что доселе оставалось скрытым.

Если раздражителями могут служить уже промежуточные продукты обмена веществ, — а эти промежуточные продукты сами по себе нередко оказываются энергичными ядами, — то нам открывается еще и следующая интересная картина. Когда перед нами цепь последовательных химических реакций, из которых каждая последующая стимулируется выходами предыдущей, а совокупность реакций находится в подвижном равновесии, — такая цепь реакций может иметь место не иначе, как при наличии ряда Гопкинса:

$$K_1(A) = K_2(B) = K_3(C) = K_4(D) = \text{const},$$

где K_1, $K_2 \ldots$ — константы скоростей отдельных реакций, а A, $B \ldots$ —

активные массы продуктов. Активная масса очень сильно действующего вещества B может быть чрезвычайно мала, если константа скорости K соответственно очень велика, и тогда действующий в ничтожном количестве B может служить началом возбуждения для $K_3(C)$, но значительное накопление концентрации B будет уже физиологическим ядром, расстраивающим весь дальнейший ход последовательных реакций. Так, сильнодействующие вещества вроде адреналина, освобождаясь в ничтожных количествах, могут быть нормальными «раздражителями», и они же в больших количествах ведут к параличу. Жизнь — асимметрия, с постоянным колебанием на острие меча, удерживающаяся более или менее в равновесии лишь при устремлении, при постоянном движении. Энергический химический агент ставит живое вещество перед дилеммою: если задержаться на накоплении этого вещества, то — смерть, а если тотчас использовать его активно, то — вовлечение энергии в круговорот жизни, строительство, синтез, сама жизнь. В конце концов один и тот же фактор служит последним поводом к смерти для умирающего и поводом к усугублению жизни для того, кто будет жить. Так, уже «следы» веществ, и часто следы по преимуществу, могут иметь решающее значение в качестве раздражителей и направителей деятельности организма. Было ведь установлено, что бабочка направляет свой полет, руководясь «следами» веществ, доносящимися до нее за километры. Нам придется еще не раз пересмотреть понятие «порога» возбудимости в его обычном значении, до сих пор остающемся принятым у неврологов. Ведь если даже не расставаться с теми упрощениями, которые допускал в теории раздражения Нернст, — будто для каждой ткани есть постоянная «пороговая концентрация» внутритканевого электролита, с достижением которой ткань переходит скачком от состояния «покоя» к состоянию «возбуждения», — то и тогда придется признать, что при условии предварительного накопления в ткани электролита почти до пороговой концентрации «пороговая» величина электрического раздражителя теоретически может быть доведена до минимума и на «подготовленной» ткани «порог» будет необыкновенно низок.

До сих пор мы имели в виду преимущественно два основных типа в понимании «раздражителя» и «возбуждения». Во-первых, раздражитель — нарушитель равновесия, врывающийся в систему со стороны как нечто чуждое, грозящее инсультом. Возбуждение при этом понимается частью как прямое выражение нарушения устойчивости и покоя, частью же — как реакция восстановления утерянного равновесия, по принципу Липманна, Ле Шателье. Во-вторых, раздражитель может представляться как некоторый катализатор, чрезвычайно ускоряющий реакцию, совершавшуюся собственно до него. В первом случае величина реакции может не иметь никакого соответствия с энергетической размерностью стимула, как энергия взрыва не соответствует энергии затравочной реакции. И по химической природе от раздражителя не требуется здесь никаких определенных химических качеств. Раздражителем может служить здесь всякое

чуждое организму вещество или необычная концентрация. Во втором случае раздражитель даже и совсем не приносит энергии в реакцию, он — нечто вроде смазки в машине и всего лишь способствует превращению ранее данных потенциалов в кинетическую энергию. Но в последнем случае есть мысль уже о том, что необходимо известное соответствие между раздражителем и раздражаемым субстратом, чтобы субстрат стал впечатлителен к раздражению, т. е. требуется наличность соответствующего рецептора. Избирательное соответствие между раздражителем и рецептором может мыслиться то химически вроде сродства, то чисто физически вроде подходящей функциональной лабильности (Н. Е. Введенский) или вроде совозбуждения по резонансу (Лапик).

Здесь мы приближаемся к новому, третьему типу понимания «раздражителя» и «возбуждения», где предполагается, что стимул вносит в систему определенное количество кинетической энергии, дабы стало возможно в ней возбуждение. Здесь стимул сближается по смыслу с механическим толчком. Свет оказывается раздражителем постольку, поскольку производит фотохимическое действие, а фотохимическую реакцию он производит постольку, поскольку поглощается. Чтобы свет стал раздражителем, он должен иметь соответствие химическим рецепторам в ткани: между ним и рецепторами должен иметь место фотохимический резонанс. Говоря языком электронной теории, чем мощнее поле между электронами в молекуле живого вещества, тем стабильнее химическое соединение, тем оно менее химически активно и тем короче период колебания отрицательного электрона. Это — уравновешенный в себе диполь, дающий полосы поглощения в ультрафиолетовом конце спектра. Ультрафиолетовые лучи, резонируя в области диполей, стабилизируют здесь соединения еще более, но именно здесь тепловой эффект будет вести к разбрасыванию уравновешенных полюсов, к активированию сродства. Менее прочные соединения с меньшим полем внутри молекулы уравновешиваются лишь своею средою, поляризованы на нее. Они реагируют на более длинные волны красного конца спектра, химически очень активны и очень чувствительны к свету. Поле света, вызывая резонанс в молекулах, увеличивает в них содержание энергии и делало бы это безгранично, если бы энергия не уходила в тепло и в фотохимические процессы. Возбуждение, вызванное, таким образом, световым раздражителем по резонансу, сводится или на увеличение числа колебаний отрицательного электрона, т. е. на химическую стабилизацию вещества, или, наоборот, увеличивает химическую активность вещества. В обоих случаях резонанс на только что действовавший раздражитель должен прекратиться сам собою. Так, супруги Анри (Henri) видели, что ультрафиолетовый луч определенной длины волны сначала возбуждает, потом парализует. Чтобы раздражаться светом, протоплазма должна войти в тесную связь с веществом, обладающим фотодинамическим действием. Последнее и будет служить рецептором или фотохимическим сенсибилизатором живого вещества. В общем раздражение рисуется здесь как внесение в субстрат порции

энергии, кванты действия, требующегося для разложения пигмента. Затем продукт фотохимической реакции стали мыслить как катализатор для возбуждения дальнейших реакций в живом веществе.

Здесь можно заметить, что во всех случаях, когда физиологи в раздражителе организма видят всего лишь чужеродного нарушителя жизни и не предполагают специфического соответствия между рецептором и «адекватным» для него раздражением, молчаливо допускается, что различения в среде принадлежат в сущности исключительно нам и нашим центрам: это мы расцвечиваем нашу среду разнообразием качеств, окрасок, звуков, предметов и лиц, которых в действительности нет. Теории этого рода, начиная с знаменитого учения Иоганна Мюллера, несут в себе явственные следы традиций германского идеализма с его солипсическими («ego ipse solus»)[2] тенденциями. Там же, где говорится, что для возникновения возбуждения требуется соответствие между субстратом и раздражителем, рецептором и стимулом, организмом и средою, привносится постулат, что различие не принадлежит исключительно нам, но имеет основания также вне и независимо от нас. Вместе с тем теряет свою принудительность старинное утверждение, будто раздражителями могут служить лишь быстро протекающие изменения среды; становится мыслимой возможность стационарного состояния возбуждения в ответ на непрерывное раздражение специальных рецепторов, например силовым полем тяжести (Магнус); открывается, что возбуждение отнюдь не есть непременно лишь удаление раздражителя, уклонение от среды и восстановление вожделенного равновесия, но может носить характер также экспансивного сближения со средою и раздражителем, устремления на далекий предмет («conation» Шеррингтона).

Так расширялись и разнообразились с течением времени наши представления о раздражителе и возбуждении. В связи с этим стали чрезвычайно разнообразными понимания тормозящих процессов. Наша школа видит в них результат конфликта возбуждений в нервных элементах, и она же склонна сближать с торможением тот упадок впечатлительности к раздражителю, который отмечается в законе Вебера—Фехнера. Поскольку с последним сближаются также явления иммунитета и невосприимчивости, намечается мост между понятиями нервного и гуморального торможения. Сольются ли для будущей общей физиологии эти разнообразные представления в одну обобщающую теорию и как они представятся нам тогда в качестве частных выражений общего закона — это покажет будущее. Со своей стороны мы убеждены, что физиологическая наука во всем ее целом движется поистине общим фронтом. Искания гуморалистов и неврологов сплетены между собою гораздо более, чем кажется на первый взгляд, и они будут взаимно оплодотворять друг друга, пока не сложится действительно общая теория, рассматривающая различные формы раздражения и возбуждения как частные случаи.

---

[2] я суть единственный; я сам по себе; одинокий, покинутый (*лат.*).

О НЕРВНО-ГУМОРАЛЬНЫХ СООТНОШЕНИЯХ [1]

Когда мне приходится сегодня выступать с докладом в день юбилея глубокоуважаемого К. М. Быкова, я невольно задумываюсь над теми теоретическими концепциями, которые в свое время вошли в работу нашего юбиляра и составили главное ядро его исканий; хочется воспользоваться случаем, чтобы говорить в особенности о той основной главенствующей теоретической концепции, которая в последние годы занимает мысль Константина Михайловича. Это — проблема о нервно-гуморальных соотношениях, нервно-гуморальных связях и зависимостях.

Нервно-гуморальные зависимости — проблема и концепция, сразу же предполагающая увязку двух разных точек зрения, двух различных теоретических подходов и исторически двух разных путей экспериментального анализа: с одной стороны — нервные зависимости, с другой стороны — гуморальные связи.

Когда мы говорим о различных теоретических концепциях, из которых каждая успела в истории науки выработать определенный путь экспериментального искания и добыть свои особые области фактов, то каждая из таких сложившихся концепций оказывается приобретшей свой особый стиль восприятия и понимания вещей. Мы имеем перед собой различные стили экспериментальной работы, теоретического увязывания фактов, а затем и их интерпретации. Каждый из них представляет собой прежде всего особый способ абстрагирования для того, чтобы вложить наблюдения в определенную теоретическую концепцию. Когда эти абстракции приобретают с годами достаточное единство, вместе с тем достаточную законченность и логическое изящество, мы и приобретаем право говорить о том, что данная теоретическая концепция или теоретический подход имеют свой стиль, свою особую «манеру красоты». С этой стороны мы можем говорить, что «манера красоты», стиль могут быть достаточно различными у соседних концепций даже и тогда, когда они очень близко подходят по своему материалу и предмету.

Так, в науке об организме морфологические теории и концепции явственно отличаются по общему своему характеру от физиологических теорий и концепций. Мы в университете очень отчетливо чувствуем до сих пор разницу в подходе, в восприятии, в логическом сцеплении фактов нашими товарищами зоологами по сравнению с тем, как физиологи по традиции привыкли подходить к своим фактам, подчас совершенно совпадающим, впрочем, с теми, которыми занимается по-своему зоологическая мысль.

Вспомните, с одной стороны, своеобразие стиля генетико-морфологической теории исторического трансформизма и метаморфизма, а с другой

[1] Доклад на расширенной конференции отдела общей физиологии Ленинградского филиала ВИЭМ, посвященной 25-летию научной деятельности проф. К. М. Быкова, 24 декабря 1937 г. — Физиол. журн. СССР, 1938, т. 25, вып. 6, с. 767—778; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 136—147. — *Прим. сост.*

стороны, по преимуществу физико-математический стиль теории сохранения и превращения энергии по Мейеру и Гельмгольцу. В одном и том же нервном процессе эволюционный трансформист будет улавливать перспективы и факты, которые оставались за границами внимания Гельмгольца и Германа, мысливших вне истории.

Приведу еще и другой пример, в данном случае касающийся нас еще ближе. Вспомним, с одной стороны, химико-гуморальные теории старых биологов и врачей начиная с классической древности, с гиппократиков, с другой стороны — типичные теории XIX столетия касательно механизмов нервной сигнализации. Гуморальная теория древних занята с самого начала проблемой соотношения между единым и множественным: каким образом, какой «изономией» множественное и многоразличное в организме превращается в единое, увязанное в себе и координированное единство действия. С самого начала мысль гениальных классиков шла по руслу гуморальной физиологии, и много раз потом в истории медицины опять и опять поднимались и расцветали гуморальные построения, в которых кровь, желчь, флегма, различные жидкости тела должны были служить факторами, через посредство которых сообщаются органы между собой, а множественное в организме настраивается на то или иное определенное единство действия.

Мы видим попытки законченной физиологической теории на чисто гуморальных основаниях: роль причин, увязывающих отдельные механизмы тела между собой, приписывалась жидким субстратам и субстанциям, которые сами по себе представлялись достаточно разнообразными. А рядом с этим еще в классической древности начинается и другой поток мысли, другая попытка теоретического постижения координации, которую можно было бы противопоставить предыдущей концепции как нервно-экспитаторную схему.

Первые начатки и здесь относятся к классической древности, к гиппократикам, к Алкмеону Кротонскому, к Платону, к Аристотелю. В высшей степени своеобразный стиль этого рода теоретической концепции вырабатывался медленно, по мере развития физики и химии, и в конце концов является достоянием новой науки.

Какие наиболее крупные имена вспоминаются нам здесь в связи с этими экспитаторно-нервными схемами? Здесь нам, по-видимому, придется сразу же перенестись в новую историю. Если речь идет о своеобразном стиле теории в этой области, то нам придется вспоминать Гельмгольца, Германа, Бернштейна и всю эту плеяду великих физикофизиологов XIX столетия, которые повели дело по преимуществу в сторону физической и физико-химической концепции нервного процесса. Это направление вполне понятно в исторической перспективе, потому что середина XIX столетия — это зачатки, а затем расцвет точной электрофизиологии, которая и дает нам все более и более уточненное представление о нервной активности по преимуществу как активности электрической. В терминах учения об электричестве начали детально анализироваться факты нерв-

ной деятельности, и мы видим в высшей степени характерный, своеобразный и небывалый стиль физиологических и биофизических концепций, когда под руками Гельмгольца, потом Германа и далее до наших дней вплоть до Хилла и Ван дер Поля дело стало доходить до построения дифференциальных и нелинейных уравнений нервного проведения. Можно всему найти прецеденты в давнем прошлом, но этот новый методический подход к физиологическим проблемам, который мы видим у Германа, Нернста, Лапика и последующих ученых, представляет собой в высшей степени своеобразный подход, в высшей степени новый стиль.

Когда я перехожу теперь к теоретическим установкам нашего дорогого юбиляра Константина Михайловича Быкова с точки зрения этого многоразличия в замысле, в художественном стиле теоретических концепций для понимания биологических фактов, я задаюсь вопросом: под каким же знаменем и стилем из упомянутых выше развивается работа мысли юбиляра. Прежде чем ответить на этот вопрос, я вспоминаю научный путь, пройденный Быковым.

Научный путь его лежит в первую очередь через казанскую физиологическую школу. Здесь нам вспоминаются покойные профессора: Миславский, Догель, Полумордвинов, Самойлов. Вот те, с которыми приходилось на первом этапе своего научного пути соприкасаться Константину Михайловичу.

Что характерно для этих казанских ученых? Думается мне, мы согласимся с тем, что характерна для них одинаковая степень заинтересованности и в морфологическом, и в физиологическом направлении, причем, уходя в морфологические задачи в поисках морфолого-теоретических обобщений, они не делались гистологами и зоологами, не уходили от физиологии, не перестраивали исходного пути своих исканий. Они продолжали оставаться физиологами, но они не отрывались вместе с тем от гистологических и от общебиологических трансформистских концепций.

В этом смысле можно сказать, что уже первая школа, которая воспитала нам Константина Михайловича, была школой морфолого-физиологического синтеза.

Затем следующая школа, в которую жизнь пересадила Константина Михайловича, — славная школа Ивана Петровича Павлова.

Позвольте в очень краткой характеристике описать основные черты этой школы. Перед нами мощная школа клинического, биохимического и нервно-физиологического эксперимента, стремящаяся синтезировать в себе эти различные направления исследования.

Широко поставленный хирургический эксперимент, тесно увязывающий физиологическую лабораторию с клиникой, как это повелось еще на территории клиники ВМА, где Иван Петрович начал свои первые поиски; синтетическое применение к изучению пищеварительной секреции методов биохимии и нервной физиологии; настойчивое стремление дать себе отчет в том, как вливаются в химико-секреторный процесс рефлекторно-нервные влияния; настойчивое стремление найти специально нервные

моменты в процессе даже вопреки гуморальным концепциям, когда эти последние только что начинали возобновляться в британской науке. Мы видим, что павловская школа характеризуется очень значительной многогранностью, неоднородностью своих исканий. Все время продолжается теснейшая увязка с клиникой, с экспериментальной хирургией, очень далеко исследования уходят в химическую физиологию, а вместе с тем мысль ни на минуту не отводится от нервных аппаратов.

Нервная проблема ставится на первую очередь, в особенности в последние годы работы нашего великого физиолога.

Здесь, в области условных рефлексов, работа опять многогранна по методам и по разнообразию стилей в подходе к предмету.

Наконец, здесь, в Ленинграде, на пути К. М. Быкова — школа Н. Е. Введенского, с которой в последние годы очень сроднился своей мыслью наш юбиляр.

Как охарактеризовать основные черты школы Н. Е. Введенского?

Я не буду говорить о всем известном законе оптимума и пессимума частоты и силы раздражений, о законе физиологической лабильности возбудимых систем. Применительно к вопросам, которые нас сейчас занимают, в особенности надо оттенить следующие черты. Может быть, особенно рискованная и характерная мысль Введенского — это допущение стационарного возбуждения как результата стационарного местного воздействия химическим или физическим агентом на физиологический субстрат. Перед нами последовательное и углубленное развитие germaновского представления о раздражении и возбуждении как альтерации, которая по времени и по месту может весьма сильно варьировать, начиная с почти неподвижного, затяжного, местного состояния и кончая нормальной волной возбуждения очень быстрого, мгновенного протекания. Вот замечательное и глубоко оригинальное обобщение, исполненное глубины и отваги мысли и поучающее тому, как состояние возбуждения, в смысле классической электрофизиологии, обобщается новым содержанием при попытке проследить его развитие в исторической перспективе микро- и макроинтервалов времени.

Мы можем, пожалуй, сказать, что те школы, через которые проводила жизнь Константина Михайловича, давали примеры разносторонне синтетического применения разнообразных методов для понимания одного и того же физиологического вопроса с разных сторон.

Мне вспоминается характерное выступление Константина Михайловича Быкова на февральской сессии биогруппы Академии наук в Москве в текущем году. Из выступления этого для меня было ясно, что, оставаясь органическим последователем школы И. П. Павлова, Константин Михайлович успел войти в принципиальную идеологию Н. Е. Введенского с высокой объективностью: он изложил концепции нашей школы о нервном процессе с такой проникновенностью, которую не всегда мы можем слышать от учеников Н. Е. Введенского. Ибо концепция физиологического интервала, признание за временем значения самостоятельного фактора

в формировании физиологического эффекта, влияние фактора лабильности — все это не всегда и не легко дается и ученикам Введенского. Для Константина Михайловича дело было облегчено фактами, вскрывшимися в методике условных рефлексов. Счастливый синтез казанских заветов с заветами И. П. Павлова и далее с заветами Н. Е. Введенского — вот что дает себя чувствовать в рабочей установке Константина Михайловича Быкова в прошлом и настоящем.

В прямой связи с прошлым и, так сказать, венчая его, возникали и последующие искания в сторону гуморальной физиологии и в сторону учения о медиаторах. В области новых перспектив экспериментальной физиологии Константин Михайлович успел проявить себя не только своими собственными исканиями, но и исканиями тех, которых надо считать его последователями и учениками. Так, например, Кибяков пользуется сейчас широким признанием в европейской науке, являясь в области учения о медиаторах продолжателем и учеником К. М. Быкова.

Что надо сказать относительно популярного представления о нервно-гуморальной увязке, о нервно-гуморальных соотношениях? Я говорил, что дело тут идет о синтезировании двух разнородных физиологических концепций. Можно было бы говорить здесь об известном эклектизме между чисто нервным, экситаторным подходом к делу, с одной стороны, и гуморальным подходом — с другой.

Мне хочется воспользоваться сегодняшним докладом, чтобы подчеркнуть, что тот здоровый путь, который взят, по-видимому, здесь и которым надо следовать дальше, довольно сложен и требователен. Путь этот должен быть во всяком случае не эклектическим соединением между двумя способами исканий и двумя пониманиями явлений. Из того, что я говорил в начале изложения, ясно, что перед нами здесь два различных способа абстракции — то в сторону учитывания только физических нервных связей, то в сторону учитывания только химико-гуморальных увязок. Каждое из этих направлений является особым способом отбирания фактов из живой действительности. Отсюда — различные формы дальнейшего теоретического синтеза в двух направлениях. Однако рано или поздно научная мысль должна вспомнить о том, что объект-то для исследования и истолкования остается все одним и тем же. И научная мысль должна перейти к вскрыванию того реального и конкретного единства субстрата, которое дано в природе вещей еще прежде, чем мы начинали строить в отдельности абстрактные схемы экситаторно-нервного процесса, с одной стороны, и гуморально-метаболического — с другой стороны. Вместо настаивания на абстракциях «экситаторного» и «гуморального» предстоит задаться вопросом и исследовать заново, так как то и другое фактически связано в действительности.

Несколько слов надо сказать о ложных путях на предстоящих здесь дорогах. Ложным путем надо здесь считать одинаково и категорическое противопоставление, доходящее почти до «враждебности», между нервно-экситаторной и гуморально-метаболической концепциями, равно как и

другую крайность — их отождествление. На XV Международном конгрессе мы слышали замечательное выступление бостонского физиолога Кеннона, который говорил в одном месте, что с момента выступления учения о метаболических медиаторах возбуждения и торможения нет больше нужды вспоминать о концепциях торможения как интерференции волн возбуждения, или как результате дренажа возбуждений в другие пути, или как следствии столкновения и конфликта процессов возбуждения в проводящих системах нервного субстрата. Как будто все те теоретические концепции, которые народились исторически в области классической физиологии и исходили прежде всего из представления о нервном импульсе как электрической волне возбуждения точно определенной размерности, по представлению Кеннона, попросту отжили свой век, потому что теперь все гораздо проще разъясняется тем, что, с одной стороны, для торможения существуют специальные гуморальные факторы, которые, проносясь через жидкости тела и попав в некоторые органы, играют роль достаточной причины для того, чтобы здесь получился процесс торможения, а с другой стороны, и в других условиях есть химические реагенты, которые, попав гуморально в определенные места субстрата, будут вызывать в них возбуждение.

Здесь мы видим попытку заменить классическую нервную физиологию гуморальной концепцией и нервную концепцию разрешить в гуморальные схемы.

Совсем недавно мне пришлось встретиться и разговаривать с одним очень деятельным физиологом иностранного воспитания. В разговоре с ним я указал на то, что и среди гуморалистов ведь есть до настоящего времени люди, продолжающие оценивать специальное физиологическое значение интервала электрического разряда, формы толчка тока действия, кардинального времени и, наконец, ритмов волн возбуждения. В пример я привел Бакка, который так разносторонне подходил к делу еще в эпоху XV конгресса и который, как нам известно, является по крайней мере столь же учеником Лапика, сколько учеником и Кеннона. Как будто бы перед нами хороший пример здорового, трезвого и разносторонне конкретного подхода к явлениям. На это мне пришлось услышать очень характерную реплику: «Нет, Бакк теперь враждебно относится к Лапику, потому что гуморальная теория, очевидно, в настоящее время заменила все, что ему нужно теоретически».

Я привожу эту реплику только как доказательство того, что я не напрасно говорю об опасностях, подстерегающих физиологическую мысль в нервно-гуморальных исканиях.

Откуда, спрашиваю я себя, эта столь оживленная тенденция освободиться от собственно нервных зависимостей, от классической нервной физиологии, от традиций Гельмгольца, Германа и Бернштейна, для того чтобы заменить их этими схемами чисто химических, гуморальных влияний на органы? Ответ нетруден: классическая нервная физиология с высокой специализацией ее теорий, с ее физико-математическим ап-

паратом, со все более намечающейся возможностью выразить основные закономерности в уравнениях — все это предполагает для себя охотника, а для большинства составляет бремена тяжкие и неудобоносимые, которые приятно заменить чем-нибудь портативным и простым!

Если бы в самом деле открывалась возможность обойтись без классической электрофизиологии нервного процесса со всеми тонкостями гальванометрии и осциллографии, с последующими вычислительными операциями, не проще ли в самом деле воспользоваться случаем объяснить специальным тормозящим реагентом торможение и специальным возбуждающим реагентом возбуждение?

Вот почему с такой готовностью бросаются многие и многие физиологи в объятия гуморальных концепций в замену прежних нервных теорий.

Дело не в противопоставлении и взаимоисключении двух физиологических систем, которые исключают одна другую за ненадобностью. Дело в том, что они — одно и то же. Сам нервный импульс в нервном проводнике в самый решающий момент своего действия, когда он прибежит к эффектору, достигает своего действия не иначе, как через мгновенный, чрезвычайно краткий момент микроинкреции, когда появляется маленькая доза химического реагента, вызывающего состояние или торможения, если это тормозящая жидкость, или возбуждения, если это жидкость возбуждающая для эффектора.

Нас, электрофизиологов, при этом утешают тем, что нужда в нас, собственно, не миновала, наши закономерности могут интересовать, но в конце концов не нашими закономерностями определяется качество конечного эффекта, а теми гуморальными выходами, которые нерв подносит к своему эффектору. Если гуморальному выходу на роду написано тормозить, то нерв наш и будет тормозить свой эффектор.

В высшей степени замечательно, что Шеррингтон, который в прежнее время, и еще так недавно, охотно допускал химически противоположные влияния афферентных нервов на синапсы для объяснения антергетических рефлекторных влияний, теперь обнаружил своего рода испуг перед последовательными выводами тех нейрогуморалистов, с точки зрения которых электрический нервный импульс с его тонкими характеристиками конфигурации во времени не играет никакой самостоятельной роли в определении качества конечного эффекта, тогда как определяющее значение для содержания получающегося эффекта принадлежит качеству гумора, который выделяется в последний момент в концевом аппарате у синапса. Замечательно, что именно Шеррингтон воспротивился и запротестовал в последний момент, когда гуморальная концепция решающих событий на синапсе стала почти общепринятой. Правду говорят, что теории имеют свой фатум. Теоретическая концепция, доведенная до последних логических выводов, диалектически вызывает на сцену свою противоположность.

В самом деле, не диалектика ли это, что в тот момент, когда гуморальная схема подвела Шеррингтона к тому, что он искал, в этот момент ему открылось и главное возражение.

Обе крайние нейрогуморальные концепции, популярные в наши дни, требуют настороженности. И та, которая предполагает, что с выступлением на сцену гуморальных факторов все нервно-экспитаторные факторы связи выходят из употребления за ненужностью, и та, которая объявляет, что нервное и гуморальное на самом деле одно и то же. Обе эти крайние концепции и ложны прежде всего потому, что каждая из них представляет собой абстракцию, которая явно выходит за пределы своей компетенции, когда намеревается вобрать в себя все поле координации и объявить под своим флагом принципиальное единство всех координационных зависимостей, повторяя при этом старую, классическую, изъезженную ошибку: «pars pro toto» (часть вместо целого).

Как же связаны между собой фактически и на самом деле эти две стороны координационных явлений: нервная и гуморальная? Не кто иной, как наша советская, русская физиология дала нам в прошлом превосходные наметки, подготовляющие нас к здоровому дальнейшему пути.

Я вспоминаю здесь одного из учителей К. М. Быкова, покойного А. Ф. Самойлова. У него есть замечательная, подлежащая углубленному развитию перспектива относительно того, что древнейшая в филогенезе гуморально-метаболическая сигнализация с отдельных органов по принципу «всем, всем, всем» постепенно замещается сигнализацией по принципу «письмо с адресатом», причем на сцену выступает уже морфологически обеспеченная увязка между органами. Со своей стороны я хотел бы развить эту схему, подчеркнув, что с вступлением в дело постоянных морфологических связей существенно изменяются скорости координационной связи между органами, в особенности по мере того как с установкой постоянной морфологической увязки связь по типу «письма с адресатом» превращается в связь по типу символической телеграфной сигнализации.

Сигнализация условными значками прекрасна быстротой эффекта, но она возможна и понятна органу-эффектору лишь тогда, когда идет по следу заранее подготовленной связи типа «письма с адресатом». Нужно, чтобы первоначальная связь через метаболиты, отправляемые через посредство жидких сред организма на пробу, не найдется ли адресат, которому данный метаболит оказался интересным, заменилась постоянным и ускоренным сообщением именно с этим адресатом; а в следующий момент химически определенная сигнализация типа «письма адресату» замещается еще более ускоренной символической сигнализацией электрическими разрядами переменных ритмов и переменных ритмических ансамблей, которые, впрочем, достигают требующегося эффекта лишь тогда, когда идут по заранее подготовленному следу от филогенетически более старой, но зато химически более безусловной гуморальной повестки.

Нервная связь начинается с момента, когда станция отправления протягивает к станции назначения спрямленный путь, который в месте контакта с последним адресатом развивает эффект через посредство химического инкрета, аналогично тому, что первоначально достигалось по мере продвижения инкрета через жидкие среды из области ближайшего окружения станции отправления в область ближайшего окружения станции назначения.

Когда имеется сообщение через посредство более или менее определенных путей определенному адресату, дело идет о возможности значительно более определенного и точного чередования сообщений.

Дальнейший третий тип связи — когда дело идет уже не только о передаче определенного инкреторного письма определенному адресату, а когда дело идет о телеграфировании чисто символическими знаками и ритмами со станции отправления к станции назначения на основании предыдущего химического осведомления. На вопрос, каковы соотношения между этими последними ускоренными телеграфическими сигнализациями и предыдущими химическими сообщениями со станции отправления на станцию назначения, можно было бы сказать, что если мы имеем дело с передачей адресату письма с совершенно определенным содержанием и эффектом во втором случае, то в первом случае дело идет о символическом сигнализировании по типу Морзе, возможном лишь на подготовленной почве и после того, как предыдущее письмо достаточно приготовило адресата к тому, что ожидается от него на станции отправления.

Эта символическая импульсация электрическими разрядами является последней реакцией аппарата связи, которая приходит после и сверх гуморальных увязок.

Позвольте мне напомнить здесь факт из новой области — нервной биофизики.

Знаменитая лаборатория Хилла за последние годы все более и более дает нам различить во времени, с одной стороны, собственно электрический импульс, который мы будем условно называть по-старому током действия или по-новому «спайком», и, с другой стороны, период тепловых выходов, которые сопровождают «спайки» и следуют за ними в гомогенном нервном проводнике высшего типа, например в двигательном нерве позвоночного.

В высшей степени замечательное и во многом неожиданное соотношение, которое может быть увязано без труда с той концепцией, которую я только что изложил вам.

Тепловой выход и химический метаболизм, который его производит, укладываются в особенности не на те моменты во времени, когда развивается электрический нервный импульс. Они укладываются на более продолжительные интервалы времени, измеренные в секундах и наступающие после электрического «спайка» и вслед за ним. Если электри-

ческий «спайк» измеряется во времени в сигмах, то этот тепловой метаболический хвост измеряется в секундах, а иногда и в минутах.

Замечательно, что свыше 93% всего теплообразования ложится именно на этот протяженный хвост, тогда как ничтожная часть теплообразования остается на момент электрического «спайка». Это приводит Хилла к мысли, что в собственно экситаторном моменте электрического нервного импульса мы имеем физико-химический — и более физический, чем химический — акт деполяризационного типа на архитектурах нерва, в то время как метаболическая сторона дела оказывается отставленной во времени на последующие моменты.

Поднимается вопрос о том, каковы фактически физиологические увязки между той и другой сторонами нервного возбуждения. Легко представить себе, что в тетанусе длительный тепловой хвост за отдельными импульсами должен принять на себя целые ряды последующих «спайков» вслед за теми, которые оказались производителями этого хвоста в начале тетанического возбуждения. Тетанический ряд импульсов типическим образом претерпевает сдвиг к более оптимальным условиям своего развития. После того как в первые моменты мы видим некоторое затруднение нервных возбуждений, в особенности некоторое затруднение воспроизведения определенных ритмов, в следующие моменты тетанического действия начинает выступать явление, которое хочется характеризовать как усвоение ритма, втягивание субстрата в ритм раздражителя.

По всем данным, именно на метаболический хвост приходится тот период, в течение которого происходит подъем рабочей лабильности субстрата под влиянием предыдущих импульсов. Субстрат входит во вкус работы по мере работы; метаболиты рабочего состояния поднимают работоспособность субстрата, а в нерве они производятся во время именно «метаболического хвоста» вслед за импульсом возбуждения.

Если мы вспомним, что есть право считать нервный проводник высшего животного механизмом высоконеутомимым, и если мы сопоставим с этим то обстоятельство, что уже отдельный момент деятельности этого проводника, отдельный «спайк» сопровождается относительно очень высоким следовым теплообразованием, и если мы допустим, что это теплообразование характеризует нам реставрационные потребности нерва на ходу его работы, то мы впадем в противоречие, совершенно очевидное и малопреодолимое. Неутомимый, однако и трудно восстанавливаемый прибор. Неутомимый, почти физический и вместе с тем нуждающийся в химической реставрации, энергетически столь дорогой. Свыше 90% всех трат требуется будто бы на одну реставрацию после мгновения работы.

Совершенно естественно приходит догадка о том, что это теплообразование говорит не о реставрационном периоде. Не может быть у неутомимого прибора, каким известен нам двигательный нерв, столь тяжелый реставрационный период, требующий для себя секунд и минут метабо-

лического возобновления того, что истрачено за полторы-две сигмы электрического действия. Не может быть, чтобы теплообразование нерва отвечало процессам его реставрации.

Если это не реставрация и если вместе с тем это несомненно метаболический процесс, связанный с весьма большими расходами, потому что теплообразование относительно велико, то надо заключить, перед нами процесс, имеющий самостоятельное физиологическое значение, вероятно крупное и более крупное, чем предполагалось до сих пор. Это — производитель метаболитов специального физиологического назначения. Мы только что говорили о том, что рабочий прибор по мере вступления в работу входит во вкус работы; во время работы лабильность прибора под влиянием последовательных импульсов возрастает. Работа возрастает при более выгодной для себя установке. Лабильность прибора растет, если по мере работы вливаются в работу новые факторы, помогающие работе: метаболиты рабочего состояния.

Здесь мы находим оправдание метаболизму, который сопровождает собой каждый отдельный нервный импульс и ряд импульсов. Это — метаболизм, помогающий установке субстрата на более оптимальную работу. И это — знакомая картина для нас. Из разных областей физиологии можно привести примеры, как метаболиты действия поддерживают действие.

Метаболиты, производимые действующей мускулатурой, в следующие моменты оказываются дальнейшим стимулом, поддерживающим возбуждение в той же мускулатуре.

Вспомним знаменитую и вместе парадоксальную демонстрацию Демура, когда смазка слюной слюнной железы заставляет ее вспомнить о своей манкированной функции, и железа начинает выделять слюну со своей стороны.

Кишечная поверхность, смазанная кишечным соком, в следующий момент переходит к секреции. Таким образом, нормальные секреты могут поддерживать и стимулировать секрецию далее.

Я думаю, что к этому же разряду явлений нужно приобщить и то, что деятельность экситаторных систем совсем не обязательно вызывает лишь компенсации и уравновешивания вслед за собой; сплошь и рядом она может служить тому, чтобы пожар разгорался дальше, чтобы начавшееся возбуждение в следующий момент пошло глубже и дальше с более оптимальным устанавливанием по отношению к раздражителям.

В следующий момент встает еще и другой вопрос: если есть в нерве такого рода метаболиты действия, поддерживающие действие, то они должны играть роль не только для самого нерва, но, по всей вероятности, они должны и могут играть роль стимуляторов также и для эффекторов, т. е. для более выгодной установки эффекторов под влиянием предыдущего действия импульсов.

Итак, те моменты, которые так разобщались между собой с точки зрения физики и химии, как «пик», с одной стороны, и как тепловое метабо-

лическое действие — с другой, для физиологической мысли рисуются как единый экситаторный процесс, включающий в себя и производство импульса, и производство метаболитов, инкретов деятельного состояния, поднимающих лабильность и содействующих установке эффектора на выгодное для текущей работы состояние. В этом, по-видимому, и заключается подлинная роль нервного «медиатора» в производстве эффекта.

С той точки зрения, которую я вам здесь излагаю, медиатор рисуется не как переносчик данного мгновенного импульса возбуждения на эффектор, но как фактор, выступающий на сцену после того, как ряд очередных «спайков» успел осуществить свое действие на эффектор классическим электрофизиологическим путем. Здесь речь идет о вторичных метаболических влияниях, которые соответствуют более древнему типу относительно медленной химической увязки между органами и которые вступают в дело у высших организмов за «спайками» во вторую очередь, с запаздыванием. Они, впрочем, тем более совпадают по времени со «спайками», чем филогенетически ниже формы нервного проводника. Попытки уловить в раздельности «спайки», с одной стороны, и метаболические признаки возбуждения, с другой стороны, удающиеся на нервных проводниках высших животных, плохо удаются на нервах моллюсков, ракообразных и т. д. Таким образом, получается обобщение, с которым сейчас, как кажется, сроднилась физиологическая мысль: чем к более древней форме филогенетической последовательности мы отступаем, тем менее дифференцированы нервный импульс, с одной стороны, и его метаболический сопроводитель, с другой стороны. Можно думать, что у низших форм «ток действия» в нерве оказывается еще не деполяризованным разрядом на архитектурах нерва, а прямым выразителем электрохимии деятельного состояния.

По мере перехода к высшим позвоночным и к млекопитающим мы видим совершенно определенную раздифференцировку импульса и метаболического хвоста. Это хорошо соответствует отношениям во времени между скоростями сигнализации: у более низких форм — более низкие скорости сигнализации; соответственно лабильность приборов возрастает в филогенетическом и в онтогенетическом ряду.

Теперь мы зададимся вопросом, является ли медиатор, как это следует из предыдущего, с одной стороны, лишь подготовкой, путем к последующим затем электрическим импульсам и, с другой стороны, можем ли мы иметь раз навсегда ручательство, что медиатор, придя на конечную станцию, произведет или только торможение, поскольку он медиатор I, или только возбуждение, если он медиатор E? Одним словом: химическая ли природа медиатора в конечном счете определяет качество эффекта? Верно ли, что химическая физиономия медиатора является конечным определителем и ответственным фактором для тормозных и для возбуждающих реакций на периферии?

И вот один из опытов на сердце, т. е. на таком объекте, где впервые медиатор стал рисоваться как обязательный переносчик нервного стиму-

лирования на конечную станцию. В. Б. Болдырев поставил следующий опыт. Брались два сердца на двойной канюле Кана. Одно из сердец имело свой вагус, раздражая который получали канонический эффект остановки на этом же сердце; через некоторое время начинался в порядке медиаторной передачи тормозный эффект на другом сердце. Затем накладывался лед на ремаковский ганглий первого сердца и опять раздражался вагус. Мы теперь не получаем здесь больше торможения, но торможение в медиаторном порядке продолжает получаться на втором сердце.

Отсюда мы сделали естественный вывод, что данный медиатор, выделяющийся при раздражении вагуса, не обязательно производит раз навсегда определенное действие на эффекторе сердца, а лишь только при определенных условиях.

Каковы эти условия? Мы обращаем внимание на то, что в обычных условиях вагусной остановки сердца в этом последнем лабильность оказывается повышенной. Мы спрашивали: это повышение лабильности при вагусной остановке приходится ли рассматривать как только сопроводительный признак? Может быть, это повышение лабильности эффектора имеет значение аргумента для тормозного эффекта?

Попробуем не дать этому изменению лабильности развиваться при всем том, что вагус будет раздражаться по-прежнему. Мы накладываем лед на область ремаковского ганглия с таким расчетом, что повышению лабильности с вагуса мы противопоставляем фактор, отчетливо снижающий лабильность. И вот пока этот фактор, являющийся контрагентом для сдвигов лабильности с вагуса, начинает действовать, вагус и не производит своего тормозящего действия на сердце.

В таком случае определяющим аргументом для того, будет ли в эффекторе конечная реакция выражена в виде торможения или в виде возбуждения, является сдвигание лабильности эффектора.

Конечно, тут возможно такое возражение: пока мы охлаждаем ремаковский ганглий, мы, может быть, прекращаем выработку медиатора. Тогда тормозная реакция прекращается за отсутствием медиатора. Второе сердце является для нас при этом важным показателем. Раздражение вагуса первого, т. е. охлажденного, сердца по-прежнему развивает на втором сердце медиаторно-тормозную реакцию. Значит, раздражающийся вагус первого сердца, не находя в своем сердце подходящей лабильности, для того чтобы развить здесь тормозный эффект, прекрасно развивает его на втором сердце в порядке медиаторной передачи, пока там имеются подходящие условия лабильности. Для того чтобы убедиться в этом, достаточно и для второго сердца проделать охлаждение ремаковского ганглия. Итак, подлинным аргументом для наступления вагусной остановки сердца оказывается не медиатор, а сдвиг лабильности в эффекторе под влиянием медиатора.

Все это вместе взятое как будто бы говорит нам определенно, что экситаторно-нервное и гуморально-медиаторное не должны быть противопоставлены друг другу, как будто одно из них вытесняет потребность

в другом и как будто новая медиаторная гуморальная концепция делает более ненужным Гельмгольца и Германа. Это совершенно неправильное, ложное представление.

Но в то же время нельзя сказать и того, что нервное и медиаторное влияния — одно и то же. Электрический и физический импульсы со всеми их характеристиками, количественными чертами и определениями продолжают нести свою самостоятельную службу для эффекта в эффекторе рядом с гуморальными дополнениями.

Чем более спускаемся мы по филогенетической и онтогенетической лестнице, тем более сближаются между собой — по-видимому, и по времени, и по функции — нервные импульсы и гуморально-медиаторные влияния. Наоборот, чем к более высоким организациям мы поднимаемся, тем самостоятельнее по своему действию нервные импульсы и медиаторы, тем большую самостоятельность приобретает срочная, мгновенная сигнализация для принятия очередных мероприятий перед лицом текущих событий в среде.

ОБ УСЛОВНО-ОТРАЖЕННОМ ДЕЙСТВИИ [1]

I

У Декарта уже есть состав понятия рефлекса, но нет еще этого понятия как особого имени. «Механизм нашего тела слажен так, — по словам французского мыслителя, — что при движении руки к нашему глазу возбуждается в нашем мозгу другое движение, которое проводит (conduit) животных духов (esprits animaux) к мышцам, опускающим веки». Животные духи, по представлению автора, это наиболее подвижные частицы из крови, которые отбираются из последней нервными путями, с тем чтобы передаться сначала в поры мозга, а потом от мозга к мышцам. Так с роковой неизбежностью машины складываются и сложные человеческие поступки, те образы действия, которые мы называем страстями и пытаемся критиковать, в то время как их следовало бы изучать, как всякий другой физический механизм.[2] Как всегда, зачаток будущего научного понятия в своем первоначальном зародыше содержит значительно более, чем будет впоследствии, когда школа выработает из него строго очерченный шаблон. Современный адепт учения о неразделимости нервного и гуморального действия может не без основания сказать, что вот сам Декарт полагал рефлекторное действие не иначе, как через посредство элементов крови; а с другой стороны, уже с самого начала этот «механизм нашего тела» привлекается автором принципиально для объяснения страстей и натуральных влечений, т. е. того, что в других терминах называют инстинктами. Разумно ли критиковать страсти и инстинкты — вот тема,

[1] Физиол. журн. СССР, 1938, т. 25, с. 379—385; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 221—227. — *Прим. сост.*

[2] Descartes R. Les passions de l'âme. Paris, 1649; Amsterdam, 1650, p. 21, 53.

которая ставилась знаменитым французом, в особенности когда он выдвигал идею отраженного действия.

Рефлекс как термин со все более суживающимся и специализирующимся значением чисто нервного акта, служащего ответом центра на стимуляцию чувствующих нервов, вырабатывался постепенно у авторов XVIII—XIX столетий.[3] Мысль, брошенную Декартом, предстояло расшифровать на достаточно простых и доступных эксперименту примерах и вместе с тем превратить рефлекс из общего понятия в наглядно-удобное аналитическое средство для изучения нервной деятельности. К началу нашего столетия учение о рефлексах превратилось в одну из плодотворнейших и увлекательнейших глав классической физиологии. Русская наука успела дать здесь к этому времени знаменитые работы И. М. Сеченова.[4]

В самом термине «рефлекс» сказалась попытка физиологов дать перевод исходной мысли Декарта на язык физики, уподобив движение импульсов в мозгу отражению света от рефлектора. Пленяли в особенности полносвязность и однозначность процесса отражения света при заданных условиях; а оптическое уподобление было тем уместнее, что зависимость отражения лучей от условий падения их связана ведь с именем того же Декарта. Нам понятна логика возникновения физиологического понятия «рефлекс» и «отраженное действие». Но тотчас же поднимается вопрос, что же надо понимать под отражением в применении собственно к нервным актам; где отражение и что отражается при рефлексе, например, кашля или чихания, или слюноотделения?

II

Отражение часто понимается, собственно, как отбрасывание. В таком случае, чтобы наше уподобление физической зависимости было плодотворно, нужно дать отчет для физиологического аппарата, что, сколько и как в нем отбрасывается. В физической модели отбрасывается то, что и приходит; отбрасывается столько, сколько приходит (или пропорционально этому); отбрасывается так, как и приходит (или в простой зависимости от того, как приходит). Как обстоит дело при физиологическом отражении? Попытки ответить на возбудившиеся здесь вопросы навели науку на плодотворные искания и на новые факты. Но рано или поздно до́лжно было обратить внимание и на то, что постановка проблемы здесь весьма одностороння и скрывает в себе предрассудочную характеристику рефлекторного прибора как механизма отбрасывания и устранения воздействия внешней среды на организм.

---

[3] Swammerdam J. Biblia natural. Amsterdam, 1737; Whytt R. An essay on the vital and other involuntary motions. Edinburgh, 1751; Spallanzani L. Sorpa la reproduzione. Modena, 1768; Prochaska G. Opera omnia. Vindobona, 1800; Bell Ch. a. I. Anatomy and physiology of the human body. London, 1829.

[4] Сеченов И. М. 1) Физиология нервной системы. СПб., 1866; 2) Рефлексы головного мозга. СПб., 1866; 3) Физиология нервных центров. М., 1891.

Как будто рефлекс всегда и принципиально занят лишь обеспечением организму максимума равновесия и покоя, возвращением его к усредненному бездеятельному состоянию! Некоторые прямолинейные физиологи и приходили к такому обобщению, будто задача рефлекса прежде всего в ликвидации того раздражения, которое его вызвало.[5] При этом рефлекс, по-видимому, превращался бы — более или менее неизбежно — в фактор регресса, способствуя развитию по преимуществу покоящихся паразитических форм с редуцирующимися органами чувств. Прибор, предназначенный для того, чтобы по возможности экономно и быстро прекращать начавшуюся рецепцию, не способствовал бы развитию и упражнению последней, а вследствие этого повел бы к оскуднению самого рефлекторного действия.[6]

В других случаях пробуют понять физиологическое отражение в особенности как отображение. Если отбрасывание имело в виду преимущественно двигательное выражение физиологического отражения, то отображение обращает внимание в особенности на рецепцию, и притом на рецепцию, направленную на адекватное воспроизведение данной среды ради достаточного соответствия текущей деятельности текущим внешним условиям.[7] Здесь также нетрудно впасть в односторонность, если представлять себе аппарат отображения своего рода пассивным зеркалом, tabula rasa,[8] которая воспроизводит среду тем точнее, чем менее изменяет ее своим вмешательством. Бесспорно, что ученый натуралист стремится изучить свой предмет прежде всего в его неприкосновенной независимости, боясь более всего внести в него «артефакты» от себя, пока не привык держать под строгим отчетом свои собственные действия. И, однако, устранить принципиально свою активность ради точнейшего отображения реальности — это значило бы и для натуралиста, и для философа впасть в химеру, тем более далекую от правды, что ведь всякое знание и узнавание стóят и натуралисту, и философу прежде всего труда и преодоления своего неумения и внешних препятствий. Научиться часами сохранять неподвижную позу для того, чтобы рассматривать предмет «вполне объективно», как будто бы тебя самого тут и нет, это прежде всего достижение в области двигательного аппарата и его иннервационной дисциплины. Заслугою, в особенности американской психологической школы, было утверждение, вопреки традиционному интеллектуализму некоторых ученых Европы, что нельзя достаточно изобильно и правильно отражать и отображать среду, если не действовать в ней. Нужно нарочито действовать, чтобы хорошо отображать.[9] Это убеждение и послужило побудителем к тому, чтобы заинтересовать психологов физиологией поведения.[10]

---

[5] Landois L. Lehrbuch der Physiol., 12. Aufl., Bd. 2. Berlin—Wien, 1909, S. 671.

[6] Ухтомский А. А. К определению рефлекса. — Рус. физиол. журн., 1921, т. 3, вып. 1—5, с. 20—22; Собр. соч., т. 5, с. 7—8.

[7] Hall M. On the reflex-function. Philosophicae transactions. London, 1833, p. 635.

[8] чистая доска (*лат.*).

[9] James W. Principles of psychology, v. 2. New York, 1890.

[10] Thorndike E. L. Animal intelligence. New York, 1911.

Со сравнительно-физиологической точки зрения связь между впечатлительностью к внешним событиям и адекватною деятельностью существа посреди этих событий взаимна.

Степень отображения текущих событий по впечатлительности животного выражается в деятельности его посреди данных событий, но также и зависит от образа действия данного животного в отношении событий среды. Поведение предопределяет способ восприятия среды так же, как степень рецепции среды определяет поведение. Эта взаимная зависимость перестает быть загадочным кругом, как только она развернется для нас во времени в последовательный ряд звеньев в виде определяющих друг друга конкретных событий внутри организма и в его окружении. Объем восприятия и степень осведомленности в окружающей среде у норвежской селедки, у крысы и у ливийского льва различаются приблизительно так же, как и их поведение, а сторонний наблюдатель-физиолог, со своей стороны, может теоретически озадачиваться, как это в одну и ту же среду, известную до сих пор ему, человеку, при относительно высокой гомологии мускулатуры млекопитающих, рефлекторное поведение животных оказывается еще более специфическим и дифференцированным по видам, подвидам и разновидностям, чем их морфология. На одну и ту же физическую среду тигр реагирует по-тигриному и лев — по-львиному. Это говорит в особенности о том, что среда, физически одинаковая, физиологически различна для обитающих в ней различных животных видов, и различна прежде всего по образу рецепции в ней. Рецептируемая среда изменяется не только по глубине в пространстве и времени, не только количественно, но и качественно, в зависимости от образа поведения животного.

III

У нас есть веские основания полагать, что низшие позвоночные (значительная часть рыб) не способны к рецепции неподвижного предмета как такового. Пребывая со своей стороны все время в состоянии неугомонного движения, такое животное постоянно участвует непосредственно в движении окружающей среды, рецептирует ее на ходу как течение множества одновременных и последовательных процессов, начиная струением воды и изменениями концентраций вещества в ней. Зрение играет роль лишь корректирующего рецептора на ходу влечения, созданного другими стимулами, в особенности обонянием. Она рецептирует лишь движущийся по отношению к глазу источник света. В этом отношении у низших оно аналогично тому, что наблюдается у более высоких форм позвоночных после удаления коры головного мозга: декортицированный голодный сокол бросается на комок бумаги, как только последний начнет двигаться, но остается часами индифферентным к неподвижному куску мяса. Поистине можно сказать, что рыбка в нашем ручье распознает окружающую среду, поскольку неугомонно вмешивается в нее своим собственным телом и воздействует на нее.

Для того чтобы из окружающей среды для животного открылся и выделился «неподвижный предмет» как источник некоторых стационарных форм стимуляции и носитель стационарных свойств, от самого животного требуется уже многое. Оно прежде всего должно выработать со своей стороны способность быстро переходить от движения к активно обеспечиваемому покою и оцепеневать в этом состоянии активного покоя неопределенно долго, пока требуется бдительная исследующая рецепция «предмета» на расстоянии ранее всякого дальнейшего соприкосновения с ним. Зрение превращается в рассматривание, слух — в акустическое исследование среды. На кошке мы уже можем видеть, как мгновенно способна она оборвать текущее движение, например вылизывание шерсти, чтобы внезапно застыть в позе бдительного внимания к дальнему звуку, не успев даже убрать языка и оставив его неподвижно высунутым в последней его тонической позе, в которой застал его загадочный акустический раздражитель. Нужен уже высокий нервный аппарат, чтобы так внезапно перескакивать от состояния движения к такому «отсутствию себя в своей среде», бдительного ее наблюдения. Здесь перед нами уже высоко развитая работа торможения и притом на весьма высоко лабильном нервном субстрате, где и наступление возбуждения, и его обрыв могут возникать срочно. Выделение «предмета», его открытие в калейдоскопе изменяющейся среды не могли образоваться, пока не сложилась достаточно высокоразвитая позно-тоническая рефлекторная иннервация, опирающаяся на проприоцепцию и лабиринты, а в распоряжение животного не пришла возможность держать голову «в нормальном положении» и стоять перед средой неподвижно. И точно так же условие выделения себя как «субъекта» наблюдения из наблюдаемой среды невозможно для животного, пока оно всецело возится в среде как ее механический элемент и непосредственный участник.

Новые формы рецепции среды отправляются от нового образа двигательного поведения в среде, когда неугомонное движение по ближайшим поводам среды сменяется длительными планомерными торможениями множества двигательных позывов ради обеспечения позы более дальнозоркого наблюдения за предстоящим предметом, открывающимся впереди. Опять-таки образ поведения определяет образ рецепции, по крайней мере настолько же, насколько рецепция определяет двигательное поведение.

Что касается собственно человека, онтогенетический путь его рефлекторного развития в самых общих чертах таков: от диффузной связи со своей средой, когда он сам в ней неугомонно движется и непосредственно участвует, к условному выделению себя из нее ради ее изучения, с тем чтобы далее уже намеренно вернуться опять к участию в ней, дабы не только ее изучить, но и целесообразно намеренно изменять.

Все разнообразнее и обильнее сказывающаяся взаимная зависимость между объемом рецепции животного и его образом поведения не допускает более старого представления об организме как о пачке независимых друг от друга рефлекторных дуг. И рефлекторная работа организма

отнюдь не сводится на повторительное устранение новых данных раздражителей среды ради возвращения к прежнему исходному состоянию. В своей рефлекторной работе организм сам деятельно идет навстречу среде, все далее и далее изменяя свое исходное состояние, обогащаясь умениями и расширяя границы рецепции.

IV

То обстоятельство, что рефлекторное поведение животных разнообразится по видам, подвидам и индивидуальностям еще значительно более, чем их макроморфология, в частности анатомия двигательных приборов, само по себе побуждает думать, что органы рецепции в среде должны, вероятно, дифференцироваться скорее и обильнее, чем собственно органы мышечного движения. В первый раз обратил на это внимание знаменитый британский физиолог Шеррингтон, указав на исключительную физиологическую значительность незадолго перед тем установленного гистологического факта, что еще в спинном мозгу животных афферентные нейроны количественно преобладают над эфферентными.[11] Это преобладание сенсорных элементов оказалось выраженным тем более, чем более высокий центральный этаж взят под наблюдение. Отсюда «принцип конвергенции», модель «нейрональной воронки», которые были указаны Шеррингтоном в качестве руководящей схемы, для того чтобы физиологически разобраться в центральном аппарате.[12] Шеррингтоновские принципы отмечают собою, как успело отпечатлеться уже морфологически преобладание рецептивных приборов над исполнительными (двигательными). Но впервые И. П. Павлов со своими учениками осветил тот механизм и принцип, которыми это преобладание формируется на ходу работы организма. Это механизм «условного рефлекса» и принцип «временной связи». Если воронка Шеррингтона имела в виду постоянные рефлекторные дуги, закрепившие функциональную и морфологическую связи между собою наследственно и филогенетически, то И. П. Павлов улавливал самое закладывание и новообразование связи в этой воронке, привлечение все новых рецептивных сфер к конвергенции относительно эфферентных (исполнительных) приборов. Это подвижное вовлечение новых и новых рецептивных поводов и соответствующих путей для стимуляции того или иного исполнительного прибора возможно у высших лишь в присутствии коры полушарий. Связь исполнительного органа с новыми рецептивными поводами может закладываться, так сказать, случайно, вследствие того, что работа данного исполнительного органа имела случай более или менее совпадать во времени с данной дальней рецепцией. Кора бдительно примечает такие совпадения, закладывает по их поводу новые связи, сначала временные, а затем могущие закрепиться в качестве опыта и

---

[11] Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, p. 115—149.

[12] Там же, с. 233.

фонда, который будет использован животным для дальнейшей жизни. Перед нами «ассоциация» старых британских психологов в своем новообразовании и дальнейшем физиологическом действии, ставшая доступной точному эксперименту в условиях физиологической лаборатории. Вместе с тем перед нами и новая рефлекторная дуга в процессе своего закладывания и дальнейшего закрепления. И здесь же очень наглядное выражение того, как по поводу шаблонного действия в среде могут приобретать новое значение детали текущей рецепции, как могут складываться при этом новые рефлекторные дуги и как аппараты рецепции приобретают при этом все новые и новые возможности применения для углубляющегося анализа окружающей среды.[13]

Здесь перед нами путь к пониманию того, как образ и объем применения двигательного аппарата могут характеризовать собою впоследствии образ и объем рецепции данного животного в его среде. Чем шире воронка, тем больше потенции действия, тем, впрочем, больше и труда торможения для того, чтобы обеспечить при обилии возможностей гармоническое единство действия в каждый отдельный момент, но и тем больше данных для обеспечения изобильного восприятия и адекватного действия в текущей среде. Если старинное учение об отраженном действии обращало внимание в особенности на то, что реактивное поведение животного отражает собою характер восприятия им среды, то теперь мы все более отдаем отчет еще и в том, что характер и степень восприятия среды отражают на себе поведение своего носителя в среде.

Предмет внешнего мира служит для нас раздражителем, в особенности пока мы не освоились с ним. Осваиваясь с внешними раздражителями, мы узнаем нашу среду, перестраиваясь при этом и сами, обогащаясь новыми умениями. Труд усвоения нового предмета есть абсолютное приобретение человека: это до известной степени преодоление себя и выход к новому уровню рецепции и деятельности.

То, как сложилась рецепция среды для другого, нередко может служить для нас неожиданностью и раздражением не менее сильным, чем новый, до сих пор неизвестный нам предмет нашей среды. Осваиваясь с художественным образом, оставленным великим художником, мы перестраиваемся и растем, как и при непосредственном ознакомлении с новыми предметами. При этом переживается тот же процесс, что при непосредственном ознакомлении с вещами: сначала в подлинном смысле слова раздражение, может быть неприятное и даже мучительное впечатление от неожиданного и нового способа отражения вещей; затем постепенное освоение с предметом, включение его в ткань нашего опыта, а одновременно культивирование нашей рецепции, установка ее на новый уровень в дальнейшем. Гете оставил нам классическую памятку о перестановке рецепции, пережитой им под влиянием итальянского искусства:

[13] Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности. М.—Пгр., 1923; 5-е изд.: Л., 1932.

«Мое внимание приковал к себе Микеланджело тем, что мне было чуждо и неприятно то, как воспринималась им природа, потому что я не мог смотреть на нее такими огромными глазами, какими смотрел на нее он. Мне оставалось пока одно: запечатлеть в себе его образы... От Микеланджело мы перешли в ложу Рафаэля, и нужно ли говорить о том, что этого не следовало теперь делать! Глазами, настроенными и расширенными под влиянием предыдущих громадных форм и великолепной законченности всех частей, уже нельзя было рассматривать остроумную игру арабесок... Пусть я был все тот же самый, я все-таки чувствовал себя измененным до мозга костей... Я считаю для себя днем второго рождения, подлинного перерождения тот момент, когда я оказался в Риме. И, однако, все это было для меня скорее дело труда и заботы, чем наслаждения. Перерабатывание меня изнутри шло своим чередом. Я мог, конечно, предполагать и до этого, что здесь будет для меня чему учиться. Но я не мог думать, что мне придется возвратиться так далеко на положение школьника и что так много придется опять учиться и перестраиваться вновь».[14]

V

В наше время нередко можно слышать, что понятие рефлекса сыграло свою роль и ожидать от него новых значительных плодов в новой науке не следует. Нам представляется, что для таких прогнозов достаточных оснований нет. И. П. Павлов дал великолепный пример того, как еще очень надолго может служить нам и как много нового способна дать науке концепция рефлекса, соответствующим образом приспособленная и углубленная для новых задач. Мы можем сказать, что И. П. Павлов впервые показал на экспериментальных примерах, как надо понимать и применять к делу модель рефлекса, для того чтобы она могла в самом деле сослужить ту службу, ради которой она и была задумана с самого начала, в XVII столетии, т. е. осветить физиологическую природу страстей и принудительно инстинктивных актов поведения. Уже в XVIII в. понятие рефлекса было так сужено и упрощено, что его оставалось применять лишь к местным нервным механизмам узкого значения, где оно и несло свою очередную службу. Широкие принципиальные задачи были отодвинуты надолго. Концепция условного рефлекса ставит их опять в порядок дня. Сравнительно с Декартом у нас теперь наиболее существенная разница в том, что сведéние страстей и инстинктивных актов на механизмы рефлексов совсем не значит для нас, будто они представляют собою безапелляционную инстанцию, с которою уже нельзя разумно бороться. Именно в последние годы своей трудовой жизни И. П. Павлов допустил на очередь задачу генетического изучения того, как может измениться сам основной рефлекторный фонд, от

---

[14] Goethe I. W. Italienische Reize. — In: Meyers Volksbücher. Leipzig, 1786, S. 129—133 (2, 3, 20 Dez.).

которого отправляются условные рефлексы и который вместе с тем они могут изменять.

Условный рефлекс И. П. Павлова есть, без сомнения, лишь начало той новой экспериментальной дороги, которая намечена великим физиологом. Это частный и особый пример среди аппаратов, которыми совершается в человеке отражение и отраженная действительность в том многообразном и общем значении, которое очерчено в теории отражения В. И. Ленина. «Рефлекс», «условное отражение», «теория отражения» — это отнюдь не простое совпадение омонимов. Замечательная теория отражения В. И. Ленина ставит новые и новые задачи для физиологического учения о рефлексах; предстоят еще новые перестройки в самом понятии «рефлекс», дабы расширить его аналитическое применение. Не приходится сомневаться, что у рефлекторной теории впереди еще очень большое и плодотворное будущее, на пути к которому работа И. П. Павлова оставила чрезвычайный и неизгладимый след.

СИСТЕМА РЕФЛЕКСОВ В ВОСХОДЯЩЕМ РЯДУ [1]

1) Великое учение И. П. Павлова об «условных рефлексах» излагается нередко так, что условные, кортикальные по преимуществу, рефлексы качественно противопоставляются всем прочим рефлексам центральной области, и потому их надлежит изучать вполне самостоятельно и отдельно от общего учения о нервных центрах.

2) Это представление о радикальной особенности кортикальных рефлексов иногда может казаться привлекательным, обеспечивая своего рода splendid isolation [2] для соответствующих специалистов.

3) Я не собираюсь возражать против очевидных качественных отличий условных рефлексов от рефлексов других центральных уровней, но мне хочется подчеркнуть, что новые качества являются и здесь следствием количественного изменения факторов и признаков, которые, впрочем, даны и в других центральных этажах. Дело идет не о разрыве в принципах центральной работы, а о новых условиях их применения соответственно новым функциям.

4) Классические «рефлекторные механизмы» спинальных уровней и их дифференцировка в зависимости от адекватных стимулов хорошо известны. Условия смены, соперничества и соподчинения (координации) рефлексов даны там на основе «принципа общего пути».

---

[1] Тез. совещ. по физиол. проблемам, посвящ. И. П. Павлову. — Труды сессии ВИЭМ, Л., 1942, с. 5—8; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 228—231. — *Прим. сост.*

[2] великолепная изоляция (*англ.*).

5) Методически принцип этот приводит к вопросу: что привносится в рефлекторную деятельность общего пути включением в работу новых и новых центральных уровней в восходящем порядке? Общий путь есть общий исполнительный аппарат для прогрессивно возрастающего ряда разнообразных рефлексов по мере включения в работу новых восходящих уровней.

Обеспечение новых рефлекторных применений для данного ранее исполнительного аппарата путем количественного преобразования условий его работы в зависимости от возрастания вновь включающихся в работу рецепторов — вот в самой общей форме тот процесс, который требуется обозреть для оценки рефлексов в восходящем ряду.

6) Когда рефлекторная работа протекает изолированно в центральных уровнях пояса нижних конечностей, перед нами остается в действии аппарат чисто местных Eigen-рефлексов, миотатических рефлексов сгибания, разгибания, чесания нижней конечностью. Если в работу включаются аппараты и уровни переднего пояса, предыдущий аппарат нижней конечности превращается дополнительно в механизм лазания, локомоции, защитных рефлексов для новых кожных поверхностей. А когда в работу включаются еще продолговатый мозг и уровень чепца, для прежнего общего исполнительного пути спинальной системы открывается новая возможность: он может служить теперь осуществлению тонических рефлексов, обеспечивающих позы тела.

7) Прежние рефлекторные применения общего исполнительного пути при всех этих влияниях из центров восходящего ряда не исключаются, но трансформируются и частью тормозятся, частью перекрываются новыми рабочими применениями, а сам общий исполнительный путь приобретает новые и новые адекватные поводы и рецептивные аппараты, а также качественно новое значение в составе новых рефлекторных актов. Все новые и новые адекватные поводы, совершенно не существующие для спинномозговых этажей в их отдельности, получают теперь доступ и стимулирующее значение для прежнего общего исполнительного пути с его механизмами.

8) Особенно выразительно значение новых адекватных поводов со вступлением в дело более высоких центральных уровней сказывается на следующем примере. После того как на уровнях среднего и продолговатого мозга мы убеждаемся со всевозможной отчетливостью, что необходимый и достаточный адекватный рецептивный фактор для внезапной установки головы и тела в симметрическую позу в поле силы тяжести заложен в лабиринтах и проприоцепторах действующей мускулатуры, вопреки всем ожиданиям открывается, что обогащение новым центральным уровнем чепца, ядер покрышки и мозжечка придает мозговому стволу новую способность осуществлять ту же внезапную установку головы и

туловища в симметрическую позу в физическом пространстве и тогда, когда текущие стимулы с лабиринта этой позе прямо противодействуют или же вовсе отсутствуют. В этом случае *прежний рефлекторный результат предыдущего центрального уровня осуществляется настоятельно и мощно более высоким уровнем уже помимо и даже вопреки прежним адекватным стимулам с лабиринтов, опираясь на рефлекторные дуги среднего мозга и мозжечка, стимулируемые с существенно новых адекватных рецепторов*, на этот раз с экстероцепторов кожных покровов туловища и конечностей.

9) Пока симметрическая установка головы и тела в физическом пространстве достигается по показаниям с вестибулярных рецепторов, рефлекс определяется мощным детерминантом в порядке местной реакции уровня: лабиринты—medulla—красное ядро. Когда та же установка в физическом пространстве достигается независимо от лабиринтов с более высокого этажа, мы имеем, судя по результатам, еще более мощный детерминант через посредство дорсальных ядер покрышки и межуточного мозга под руководством экстероцепции туловища и конечностей. При этом — *гораздо большая вариативность эффекта в зависимости его от текущих импульсов с кожи, зато чрезвычайный выигрыш в возможности воспроизвести реакцию и независимо от местного лабиринтного рефлекса.*

10) Когда в нижележащих центральных этажах успели выработаться определенные рефлексы и рефлекторные дуги с точно приуроченными к ним адекватными рецепторами, следующий *более высокий центральный этаж отправляется в своей рефлекторной работе от этих предыдущих выработок как от данных заранее, используя их в составе своих более высоких рефлексов уже по новым адекватным поводам, часто независимо или даже вопреки стимулам с прежних рецепторов низших этажей.* Если эти последние стимулы с прежних рецепторов были до сих пор обязательными, т. е. «безусловными» для рефлексов низших этажей, то с включением в состав рефлексов более высоких этажей и качественно нового содержания прежний аппарат и эффект приобретают существенно новое значение, содержание и функциональное качество, становясь независимыми от прежних адекватных, т. е. обязательных и «безусловных», поводов вследствие того именно, что изысканы и вступают в действие стимулы более высоких этажей.

11) Общее место во взаимодействии рефлекторных этажей восходящего ряда заключается в том, что *рефлексы и рефлекторные аппараты низших этажей используются ради и в интересах осуществления рефлекторных актов более высокого этажа. При этом высшие этажи могут воспроизводить ниже сложившиеся рефлекторные действия и тогда, когда отсутствуют специфические и до сих пор адекватно-обязательные рецепторы и стимулы для вызова тех же актов с нижележащих этажей.*

Однажды успевшие сложиться центры нижележащих этажей приводятся затем в действие уже спрямленными путями без необходимости специальных местных адекватных рецепций или даже вопреки им. В последнем случае выступает нормальным образом процесс межцентральных торможений в видах обеспечения взаимодействия между центральными этажами.

12) В результате такой организации рефлекторных дуг в восходящем ряду прежний исполнительный *общий путь обогащается все новыми и новыми разнообразными поводами для своей работы, прежние и до сих пор адекватно-обязательные для него источники возбуждения перестают быть для него безусловными в прежней степени*, возникает большая свобода достижения новых, биологически важных реакций, меньшая связанность стимулами с какого-нибудь одного и того же рецептора, *бóльшая вариантность рефлекторного результата применительно к многообразию текущих условий среды.*

Приходит рефлекс более высокого уровня не иначе, как используя предыдущие рефлекторные выработки, но уже независимо от прежних и до этого столь же обязательных аргументов рефлекторного вызывания тех же реакций с низших этажей.

Приходит условный рефлекс не иначе, как используя прежние рефлекторные выработки, *освобождая их от безусловной зависимости от наличия прежних адекватных рецепций ради выработки из них новых механизмов применительно к новым поводам и задачам текущей среды.*

13) Поскольку кортикальный рефлекс заключается в выработке новых и вновь складывающихся, более или менее адекватных поводов для новых применений к текущей практике прежних общих путей и прежних центральных достижений, кортикальный рефлекс еще не имеет для себя вполне сложившегося адекватного и безусловного повода и является рефлексом условным, т. е. рефлексом, временно и условно определяющимся текущими стимулами и ведущими установками нервных центров.

14) Очевидные качественные отличия кортикальных (условных) рефлексов от рефлексов нижележащих центральных уровней не являются, однако, принципиальными; и *конкретный кортикальный рефлекс предопределяется текущими факторами его стимуляции и протекания столь же тесно и безусловно — или даже еще более безусловно, чем классические рефлексы с искусственно изолированного низшего уровня.* Отличие, существенное и определяющее собой качественные особенности рефлексов низших центральных уровней и рефлексов кортикальных, заключается *в количественной разнице интервалов* между моментом рецепции возникающего стимула и моментом окончательного разрешающего ответа на этот стимул. В то время как в низших центральных уровнях интервал

между стимулом и разрешающим ответом так мал, что издавна напрашивается сближение физиологического стимула с «импульсом» классической механики, для кортикального и условного рефлекса характерно наличие более или менее значительного интервала между начальной рецепцией стимула и разрешающим рефлекторным актом. Это отвечает тому обстоятельству, что аппарат коры надстраивается над приборами рецепции на расстоянии в пространстве и времени.

15) Если в восходящем ряду система рефлексов располагается в изложенном порядке с качественными особенностями рефлексов по этажам в зависимости от количественных условий протекания реакций, то в нисходящем ряду учение И. П. Павлова об условных рефлексах заставляет пересмотреть заново само *классическое понятие простого местного рефлекса и простой рефлекторной дуги, усматривая и в них в процессе их онто- и филогенетического образования элементы рефлекса условного*, поскольку и пока рефлекторный акт находится в процессе текущей выработки, а соответствующий рецептор еще не завершил в себе адекватной дифференцировки. В этом смысле *простой рефлекс классической физиологии оказывается не исходным и принципиально общим типом рефлекторной активности центров, над которой специализируется особая область рефлексов условных, но наоборот — частным, специальным и поздним продуктом редукции и упрощения рефлекса условного, который становится отныне более общим типом деятельности центрального нервного аппарата.*

ОЧЕРК ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ [1]

Лекция XXI

Кора большого мозга

На функциональную дифференцировку коры указывает и тонкая гистологическая дифференцировка отдельных территорий коры по взаимоотношениям между клеточными слоями.

Недавняя история нашей науки показала, что чем детальнее ведется гистологическое исследование коры и чем выше по положению на зоологической лестнице изучаемые животные, тем более разнообразных архитектурных территорий открывается в коре полушарий. Если Кэмпбелл в 1905 г. насчитывал в коре высших млекопитающих до 20 различных гистологических территорий, то Бродман в 1909 г. насчитывал их уже 52, Экономо и Коскинас в 1925 г. нашли у человека 107 территорий,

[1] Извлечения из общего курса физиологии, прочитанного в ЛГУ в 1940—1941 г. — Собр. соч., т. 4. Л., 1945, с. 98—129. — *Прим. сост.*

а Фогт в 1927 г. поднял их число до 160. У человека детальная гистологическая дифференцировка наблюдается в особенности в лобных, теменных и височных долях коры, а также в рейлевом островке.

Если кора функционально неравноценна в разных своих участках, то спрашивается, как эта неравноценность выражается физиологически и в каком смысле можно было бы говорить о «локализации функций» в коре полушарий?

В учении о функциональной роли отдельных территорий коры больших полушарий с начала XIX столетия существовали две крайние точки зрения. Каждая из этих крайних точек зрения приводила в свою пользу определенные факты. И каждая из них впадала в превышение полномочий, вытекающих из этих фактов, делая из них общие заключения. С одной стороны, знаменитый французский физиолог Флуранс ссылался на то, что кортикальное управление рефлекторными центрами мозгового ствола парализуется более или менее одинаково глубоко, в каком бы участке мы ни поранили кору; с другой стороны, для послеоперационного восстановления признаков кортикального влияния на рефлекторную деятельность бывает достаточно сохранения уже небольших участков коры из того или иного ее отдела. Отсюда Флуранс умозаключает, что кора действует всегда как единое целое; в своих функциях она участвует вся целиком; о раздельности ее функций по участкам не может быть речи: «Способность воспринять, обсудить, пожелать ту или иную вещь осуществляется там же, где и способность воспринять, обсудить, пожелать какую-нибудь другую вещь. Так что эта способность по существу единая, имеет своим субстратом также и единый орган». Правильно подмечен факт, что кортикальная функция требовательна и очень легко подвергается шоку во всем своем составе по поводу неосторожных вмешательств, где бы в коре они ни были допущены. Правильно и то, что многие особенности кортикальной функции, например способность новообразования рефлекторных навыков, способность выработки условных рефлексов, требуют для своего восстановления отнюдь не обязательно сохранности всей коры, а хотя бы небольших остатков ее. Но совершенно неправомерно общее заключение отсюда, будто в коре отсутствует какая бы то ни было органологическая дифференцировка, в особенности когда знаменитый автор пытается закрепить свой вывод принципиальпо из явно предвзятого философского тезиса, кажущегося аксиоматическим тем более, чем менее в нем реального содержания.

Другая крайняя точка зрения связана с именем знаменитого венского врача, анатома и френолога Франца Иосифа Галля. Психологические особенности людей так же разнообразны, как и морфологические особенности человеческих индивидуальностей, и они должны зависеть от последних, в особенности от морфологических вариаций черепа, а стало быть — от морфологических вариаций головного мозга, влияющего на форму черепа. Это не случайность, что люди с сильно развитыми лбами и выпуклыми глазами обладают сильной памятью, а стало быть —

и большой умственной работоспособностью. Когда мы сумеем проследить, какие способности и личные особенности оказываются подчеркнутыми в человеке при наличии в его черепе (и, значит, в мозгу) гипертрофированных участков, мы будем иметь ключ к предсказанию, чего следует ожидать от человека при наличии определенного френологического паспорта и, стало быть, куда следует такого человека направить. Очень интересные первоначальные наблюдения и мысли Галля в пользу органологической дифференцировки мозга превратились в карикатуру, когда появилась перспектива профессионального отбора деятелей по френологическим признакам. Дарвин подсмеивался, указывая, что сам он является обладателем черепа с такой шишкой, которой хватило бы на четырех клерджменов, а Гиртль отзывался о френологии так, что «глупец нашел наконец учение, подходящее для глупцов».

И, однако, в основе скандализованного учения было здоровое зерно, которое надлежало разрабатывать на фактическом материале. Ученики Галля, Бульо и Да́ксы собрали обширный патологоанатомический материал, свидетельствующий о том, что аномалии речи связаны у людей с аномалиями лобных долей, и в особенности лобных долей левого полушария. Весь вопрос претерпел затем радикальный поворот, после того как авторитетный парижский антрополог, этнограф и хирург Брока́, начав с разрушительной критики материалов Бульо и Да́ксов, принужден был признать, что в третьей лобной извилине, в так называемом оперкулярном участке левого полушария, есть место, аномалии которого влекут двигательные расстройства речи, так называемую моторную афазию. С тех пор указанная область коры получила название «центра Брока́». Брока́ в 1861 г. высказался перед Парижским антропологическим обществом следующим образом: «Теперь мы знаем, что не все части мозга в тесном смысле несут одни и те же функции и что совокупность извилин представляет собою не единственный орган, но множество органов или группы органов, и далее, что в мозгу существуют обособленные крупные участки, отвечающие обширным областям духовной деятельности». В 1870 г. немецкие врачи Гитциг и Фрич обнаружили факт, что электрическое раздражение прецентральной извилины в коре человека вызывает очень локализованные движения в конечностях противоположной стороны. В 1874 г. Вернике обнаружил, что аномалии левых височных извилин человека влекут за собою симптомы «сенсорной афазии», т. е. более или менее глубокого расстройства речи, при котором человек оказывается сохранившим способность двигательной членораздельности речи, но не способен понимать звуки речи как слова и вследствие этого не способен и реагировать на речь как на таковую. Рядом с центром Брока́ как «двигательным центром речи» стали говорить о центре Вернике как «сенсорном центре речи». В настоящее время мы могли бы задним числом предсказывать, что оперкулярная извилина должна иметь ближайшее отношение к осуществлению артикулированной речи, так как выяснилось, что нервные пути из нее идут к ядрам «покрышки»

в мозговом стволе (tegmentum), т. е. к ядрам facialis (движения лицевой мускулатуры), к сенсорно-моторным ядрам trigemini (движения нижней челюсти), к ядрам nervi vestibuli (установка головы по лабиринтам). Мы могли бы также предсказывать задним числом и то, что сенсорное восприятие речи должно предполагать для себя нормальное состояние в области височных извилин, так как восприятие речи требует безукоризненной сохранности слуха, височные же извилины коры связаны с областью слуха.

Поднимается принципиальный вопрос: в каком смысле можно и следует говорить о кортикальных центрах для отдельных физиологических отправлений? Важно установить, в каком смысле мы имеем право употреблять понятие «центры» в коре. Разберем это на примере центра речи.

Подражая точной науке, мы должны сказать, что, разыскивая центр определенной функции, мы ищем такие ганглиозные группировки, которые являются необходимым и достаточным условием для обеспечения этой физиологической функции. Такой подход мы заимствуем у точных наук, и он должен иметь место во всех случаях, когда вопрос требует полной точности. (После того как приходится долго заниматься сложными и неопределенными вопросами, каких много в биологии, весьма полезно время от времени возвращаться к математике — с гигиенической целью).

Итак, мы в глубине центральной нервной системы в одной группе клеток ищем условия, необходимые и достаточные, чтобы функция речи осуществлялась.

Вспомним, как Маринеску с сотрудниками, исключая термокаутером, без кровоизлияний, мозговое вещество по частям, уединяя субстрат, находил «дыхательный центр»; логически его метод был вполне правилен: искали и находили необходимые и достаточные центральные условия для сохранения дыхания по возможности во всей его полноте.

Для человека, которого Аристотель характеризовал как «зоон политикон» («общественное животное»), исключительно типичной функцией является речь. Поэтому для решения вопроса о том, в каком смысле можно говорить о центрах в мозгу человека, мы будем рассматривать сегодня именно центр речи.

Перед нами вопрос большой трудности. Для решения его надо было собирать огромный клинический материал и составлять статистические сводки разнообразных случаев поражения речи и тех изменений в мозгу, которые им сопутствуют. При этом нужно точно указать, в чем состояло поражение речи. Сказать, что после данного повреждения речь восстановилась, можно лишь в том случае, если прежнее состояние речи субъекта возобновилось полностью в точном смысле этого слова. Ничтожное отклонение от прежнего состояния заставляет говорить, что центр речи поврежден. Ярким примером может быть известный в психиатрии критерий Крепелина. Человеку, по виду еще вполне здоровому, предлагают

быстро произнести слова: «Третья гренадерская артиллерийская бригада». Смело начав тираду, человек оказывается не в состоянии выговорить эту аллитерацию. Это может служить чрезвычайно деликатным предупреждением для врача, что двигательные средства речи в нервной системе уже не в силах справиться с группой звуков, где есть большое скопление звуков «р», и дело идет о начинающемся поражении центра речи. Так начинается прогрессивный паралич. Больной еще долго, может быть многие месяцы, будет продуктивно работать, пока не сляжет окончательно: но речь его с появлением первых, еле заметных затруднений уже нельзя считать нормальной. Спрашивается, с поражением каких ганглиозных образований может быть связано начинающееся расстройство речи? Оно может зависеть от состояния моторики. Центральное изменение может начинаться в участке, совпадающем с центром Брока́ в передней латеральной части полушария, в конце gyrus praecentralis в operculum, причем только в одном из полушарий (центральная асимметрия). Важно заметить, что у левши этот центр находится в правом полушарии, а у правши — в левом. Значит, рабочий процесс передних конечностей как-то влияет на процесс развития речевого двигательного аппарата. Здесь перед нами выступает воспитывающее значение сложного производственного акта на аппарат речи, видна увязка двигательного аппарата речи с рабочим употреблением конечности.

При ранении того полушария, где имеется речевой двигательный отдел, речь на время пропадает, но вновь может быть выработана путем воспитания двигательного речевого аппарата в другом полушарии. Значит, центр речи не связан категорически и неподвижно с однажды навсегда заданным центром Брока́, но может воспитаться вновь на другом месте по связи с первым местом.

Пойдем дальше в поисках необходимых и достаточных условий для осуществления речи. Мы видели, что при всей сохранности центра Брока́ может наступить непонимание речи, если поражена височная область коры (область слуха) — область сенсорной афазии, центр Вернике. С поражением центра Вернике наступает «словесная глухота»: человек слышит звуки, но не может связать слышимое по смыслу, не узнает слов. Речь фактически оказывается исключенной, хотя моторика сохранена.

Далее, выше этой области, ближе к постцентральной извилине, лежит участок, с поражением которого наступает «тактильная агнозия», утрата осязательного различения рукой. Те уровни центральной извилины, откуда может иннервироваться рука по проприоцептивным сигналам с ее мускулатуры и по кортико-фугальным сигналам через пирамидальные пути, могут также при своем поражении вызывать расстройства речи. Мы видели, как употребление руки для производственной практики предопределяет место воспитания в коре моторного аппарата речи; с другой стороны, практика письма с привлечением тонких тактильных рецепций и моторных навыков также должна иметь ориентирующее значение при организации речи грамотного.

И зрение играет роль в функции речи. В затылочных частях коры, т. е. в зрительной области коры, есть участки, связанные с организацией речи. Это — «мнестическое поле зрения» (от греч. слова «мнезис» — память); поражение его влечет выпад памяти к словам, неузнавание слов, невозможность увязать видимые знаки со словами.

Но для речи нужна увязка также с тоническими аппаратами, ибо для осуществления речи необходимо обеспечить устойчивое напряжение голосовых связок, мышц гортани, шеи, опоры головы, плеч, дыхательного аппарата. К этому должна быть привлечена экстрапирамидальная система, ядра покрышки, варолиев мост, мозжечок. Итак, в поисках необходимых и достаточных условий для иннервации речи мы должны привлечь большое количество участков коры и нижележащих центров!

Таким образом, даже для столь сложных и высоких психических функций, как речь, не приходится говорить об узкой локализации исключительно в коре.

Несколько определеннее и проще говорить о локализации рецептивных функций в коре, как зрения, слуха. Затылочные отделы коры мозга справедливо называют зрительной корой. Через thalami optici эта часть коры увязана с передними буграми четверохолмия и далее с фотохимическими рецепторами сетчатки. Можно говорить довольно определенно о проецировании сетчаток на затылочную область коры через посредство thalami optici. Но в этих примерах дело идет не о локализации конкретных физиологических функций, а лишь об общих анатомических связях между приборами периферической рецепции и ганглиозными участками коры. Когда дело пойдет о локализации именно конкретных физиологических функций, то «центры», как совокупность необходимых и достаточных для них центральных приборов, окажутся в большинстве случаев циклами взаимодействия между более или менее широко расставленными ганглиозными группами, залегающими частью в коре полушарий, частью в мозжечке, частью в сегментах мозгового ствола. Если для речи приборы высшей обработки и увязки ее с текущими зрительно-фонетическими сигналами среды заложены в коре полушарий, и именно в слуховых, зрительных и кинестетических (проприоцептивных и тактильных) участках коры, то столь же необходимые для обеспечения нормальной речи центральные механизмы должны быть осуществлены в мозжечке (установка мускулатуры гортани, головы, шеи, плеч) и в продолговатом мозгу (дыхательная мускулатура). И эти кортикальные, церебеллярные, медуллярные станции, как справедливо отмечали Иелгерсма и Винклер, должны быть взаимно увязаны между собою сигнализацией того и другого направления во все время, пока осуществляется процесс речи. Понятно, как и почему весь механизм речи может оказаться нарушенным всего лишь от местного заболевания мозжечка! «Центр» определенного сложного отправления — это целое созвездие созвучно работающих ганглиозных участков, взаимно совозбуждающих друг друга. Известное соответствие во времени между «ходом мысли» и ско-

ростью укладывания мысли в речь является условием упорядоченной и плавной речи. Требуется дисциплина речевого процесса в смысле сдерживания обильно идущего потока образов и мыслей применительно к темпу словосочинения. Некоторое замедление в ходе мыслей и в то же время ускорение речевой раздельности в смысле звукоразличения (центр Вернике—Хешля) и артикуляционного воспроизведения слов (центр Брока́) — вот две стороны, из которых слагается плавное и гармоничное речевое изложение. Дело идет о согласовании и соподчинении (координации) по скоростям и по ритму действия потока кортикальных ассоциаций и потока словесной фонации. Увязка во времени речевой моторики и речевой акустики с потоком ассоциаций побуждает искать связей названных центров с париетальными, височными и лобными «ассоциативными центрами» коры, а также с височно-мосто-мозжечковым и с лобно-мосто-мозжечковым трактами.

Увязка во времени, в скоростях, в ритмах действия, а значит в сроках выполнения отдельных моментов реакции, впервые образует из пространственно раздельных ганглиозных групп функционально определенный «центр». Тут вспоминается известное напоминание Германа Минковского, что пространство в отдельности, как и время в отдельности являются лишь «тенью реальности», тогда как реальные события протекают безраздельно в пространстве и времени, в хронотопе. И в окружающей нас среде, и внутри нашего организма конкретные факты и зависимости даны нам как порядки и связи в пространстве и времени между событиями. Нет ничего загадочного в том, что для некоторых конкретных функций никак не удается определенно указать локализованный в мозгу центр и что ганглиозные клетки, принимающие участие в работе одного «центра», могут затем входить в состав также и другого «центра». В том-то и заключается физиологическая задача, что требуется выяснить, каким образом один и тот же мышечно-нервный аппарат дыхания может служить и газовому обмену, и защитным рефлексам вроде чихания и кашля, и организованному осуществлению речевого ритма.

Двигательная, или правильнее кинестетическая (Бастиан), область коры расположена у хищных в области сигмоидной извилины, вокруг sulcus crutiatus, а у приматов и человека — в области роландовой (или центральной) борозды, в особенности в gyrus praecentralis. В истинном смысле слова «моторных» нейронов здесь нет, ибо нет непосредственных сообщений отсюда аксонами в мышцы. Можно говорить лишь об эфферентных по отношению к коре (кортико-фугальных) путях к мотонейронам передних рогов мозгового ствола. Рядом с эфферентными путями многочисленны и афферентные пути к тем же участкам коры. Поэтому местные повреждения влекут за собою одновременно и двигательные и рецептивные расстройства в соответствующих участках мускулатуры. Соответствующими месту коркового поражения пальцами руки человек перестает различать прикосновение ваты от прикосновения карандаша или сливочного масла. Это потому, что, по справедливому замечанию

Лонга, «для того чтобы удовлетворительно осязать, надо сохранить известную степень подвижности в пальцах». Вот эту неразрывность двигательной и рецептивной функции Бастиан выразил предложенным им понятием «кинестетической» функции вместо двигательной функции коры.

Расположение представительства в коре отдельных участков скелетной мускулатуры подчинено своеобразному порядку и свидетельствует о различной подробности, с которою кора иннервирует, например, хвост, задние конечности, туловище, плечи, передние конечности, шею, голову и различные части лица. Очень узенькая площадь у самого медиального края поверхности коры представляет мускулатуру хвоста; тотчас рядом с ней следует столь же небольшая область стопы, голени, бедра. Далее, более латерально, располагаются области для мускулатуры живота, груди и плеч; туловище представлено более дифференциально, чем задняя конечность. Более обширная область и еще ближе к латеральному концу центральной извилины представляет мышцы передней конечности, и в особенности кисти с пальцами. Наконец, еще более обширная область отвечает мускулатуре шеи, лица, языка, челюсти, гортани. Эта область переходит в рассмотренные выше кортикальные области, связанные с иннервацией речи, слуха, зрения, т. е. в те уже очень тонко дифференцированные территории, которыми обслуживаются различные органы лица и головы с высшими рецепторами на расстоянии. Можно сказать, что организм в целом представлен в коре в виде довольно уродливого головастика с чрезвычайным перевесом в пользу головных сегментов тела. Биологический и функциональный смысл этого перевеса понятен (рис. 1).

На материалах этой лекции мы вновь и вновь убеждаемся в общности закона конвергенции в центральной системе. Так, в каждой высшей функции участвует огромное количество разнообразных нервных элементов, почти целиком вся кора. Но осуществляют свое влияние на исполнительные приборы спинного мозга эти нервные элементы коры по преимуществу через ограниченное количество пирамидальных отводящих путей. При этом в наиболее выгодных условиях в смысле быстроты кортикального управления находятся те области мускулатуры тела, которые связаны с пирамидальными путями. У мотонейронов спинного мозга происходит еще новая конвергенция путей. На этот раз конкурируют между собою экстрапирамидная и пирамидальная системы. Прежде чем добраться до конечного общего пути в исполнительном мотонейроне спинного мозга, центральные импульсы и сигнализации конвергируют неоднократно в разных этажах нервной системы. Пирамидальные пути из коры полушарий являются спрямленными и потому ускоренными сообщениями от коры полушарий к конечным путям. Они ускоренные и потому, что пользуются толстыми нейроаксонами, т. е. высоколабильными и весьма быстро проводящими путями сообщения. При прочих равных условиях в конкуренции с экстрапирамидной системой за обладание конечным общим путем они способны настоять на своем.

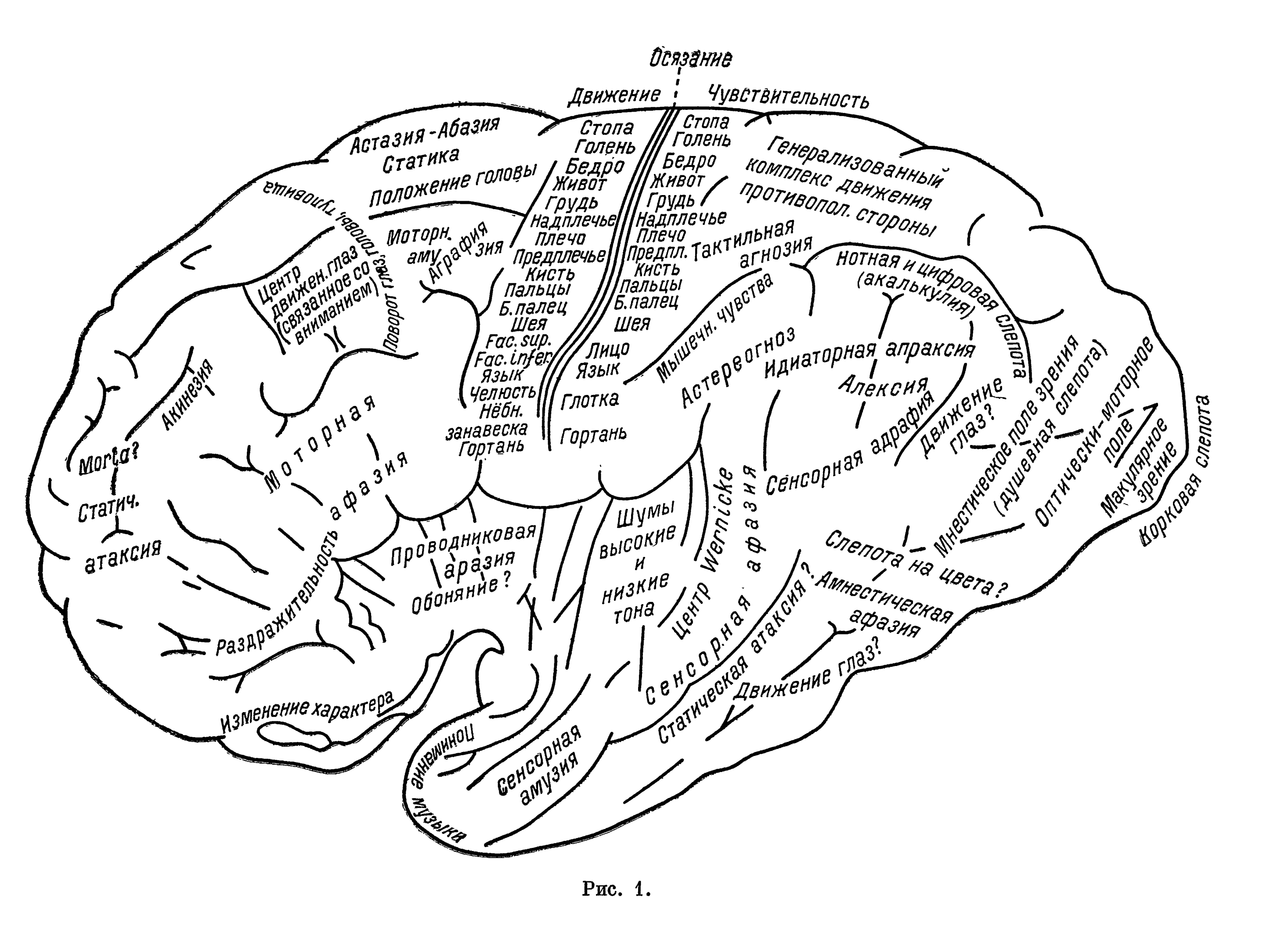

Осязание
Движение
Чувствительность
Астазия-Абазия
Статика
Положение головы
Поворот глаз, головы, туловища
Центр движен. глаз (связанное со вниманием)
Моторн. амузия
Аграфия
Стопа
Голень
Бедро
Живот
Грудь
Надплечье
Плечо
Предплечье
Кисть
Пальцы
Б. палец
Шея
Fac. sup.
Fac. infer.
Язык
Челюсть
Нёбн. занавеска
Гортань
Стопа
Голень
Бедро
Живот
Грудь
Надплечье
Плечо
Предпл.
Кисть
Пальцы
Б. палец
Шея
Лицо
Язык
Глотка
Гортань
Генерализованный комплекс движения противопол. стороны
Тактильная агнозия
Мышечн. чувства
Астереогноз
Нотная и цифровая слепота (акалькулия)
Идиаторная апраксия
Алексия
Сенсорная адрафия
Движение глаз?
Мнестическое поле зрения (душевная слепота)
Оптически-моторное поле
Макулярное зрение
Корковая слепота
Акинезия
Morta?
Статич. атаксия
Моторная афазия
Раздражительность
Изменение характера
Проводниковая афазия
Обоняние?
Шумы высокие и низкие тона
Центр Wernicke
Сенсорная афазия
Сенсорная амузия
Понимание музыки
Статическая атаксия?
Движение глаз?
Амнестическая афазия
Слепота на цвета?

Рис. 1.

Онтогенетическое созревание коры. Для исследования коры был важен миелогенетический метод Флехсига. Нервные пути одеваются миелином лишь постепенно, по мере созревания; и по степени миелинизации путей можно судить о времени вступания в работу определенного участка коры. Пути, восходящие к коре от зрительных бугров, одеваются миелином раньше, чем созревают связи в самой коре. Если заболевание или эксперимент повредит какие-либо восходящие таламические пути в начале их развития, то соответствующая область коры также не разовьется. Мы видим важный закон развития высших нервных центров. Рабочее стимулирование из нижележащих центров является вместе и стимулированием обмена веществ, ассимиляции и вызревания самих кортикальных клеток. Вызревание происходит лишь при условии стимулирования из подчиненных центров; это стимулирование существенно влияет на питание и воспитание высших центров, побуждает их к работе.

Данные о времени созревания различных участков коры наглядно представлены в таблицах Флехсига. Таким образом, рядом со стратиграфической классификацией территорий коры по Кэмпбеллу и Болтону, Бродману, Экономо и Фогту мы имеем еще миелогенетическую классификацию Флехсига и его школы. В последние месяцы внутриутробной жизни человека в его коре успевают созреть 13 так называемых примордиальных участков. Они идут в следующем порядке постепенной миелинизации проекционных путей: двигательная (кинестетическая) область конечностей, первичная обонятельная область, затылочная зрительная область, первичная слуховая область. В течение первого месяца внеутробной жизни постепенно созревают 14 территорий, заполняющих поля между примордиальными территориями. Здесь сравнительно уже немного проекционных путей и преобладают ассоциативные короткие пути. Дело идет о надстраивании более поздних кортикальных механизмов над предыдущими территориями с использованием и упражнением их в новых направлениях. В третью очередь миелинизируются 8 территорий с длинными ассоциативными волокнами, увязывающими предыдущие территории коры между собою. Это так называемые ассоциативные центры париетальной лобной и височной области. Время созревания — от конца 1-го и до 4-го месяца после рождения.

Лекция XXII

Лабильность кортикальных реакций и электрическая деятельность коры большого мозга

С 3—4-го месяца внеутробной жизни дальнейшее созревание коры мозга пойдет главным образом за счет обогащения системы ассоциативных путей, коллатералей и дендритов кортикальных клеток.

Целые десятки, сотни клеток гранулярного слоя могут охватываться дендритами одного и того же нейрона; легко представить, что это обеспечивает чрезвычайно дифференциальную и точную увязку, большое разнообразие переменных нервных механизмов, которые могут осуществляться отсюда. В онтогенетическом развитии лабильность нервных путей растет. Однако темпы возрастания лабильности не остаются постоянными. Аршавский показал, что, например, у котенка, у щенка, пока они слепы, лабильность растет медленно, но с момента открытия глаз наступает резкий скачок лабильности в нервных приборах; включение в работу организма мощного оптического фактора резко повышает лабильность всей нервной системы. Мы убеждаемся в этом, например, где-нибудь в седалищном нерве.

В 1937 г. А. А. Ухтомский обратил внимание физиологической конференции Академии наук на обширную проблематику, вытекающую из того замечательного факта, что по мере онтогенетического развития и возрастания организма темпы и скорости реакций в ряду Макса Рубнера снижаются, тогда как ритмы и скорости возбуждений в ряду Н. Е. Введенского возрастают. Такое противоречие между ходом изменения скоростей в направлении Рубнера и в направлении Введенского имеет место и в филогенезе. И здесь можно прийти к естественной догадке, что противоречие это имеет тот смысл, что возрастание скоростей в области нервной лабильности, т. е. в области срочной сигнализации и срочного стимулирования, должно возникать именно вследствие замедления в ходе общего метаболизма и рабочих темпов в вегетативной жизни более крупной формы.

Кора мозга является посредником между двумя отдельными и самостоятельными рядами фактов. Ни тот, ни другой ряд она не может изменять мгновенно, поскольку каждый из рядов определяется своими особыми закономерностями, своими порядками связи в пространстве и времени. И тем не менее от более или менее быстрого приспосабливания одного ряда к другому по их скоростям и по конкретному значению их встречи зависит жизнь организма. Это приспосабливающее посредничество между двумя рядами фактов и лежит на нервной системе, на коре полушарий по преимуществу. Дело идет, с одной стороны, о смене событий во внешней среде и соответствующих рецептивных сигнализаций к коре из внешней среды, с другой стороны — о смене и темпе событий внутри организма, во внутреннем хозяйстве его. На коре по преимуществу лежит острая задача стратегического управления всеми имеющимися в организме средствами и возможностями для срочного выдвижения их по поводу очередных изменений и сигналов среды. Лабильность нервных приборов должна расти вместе с образованием все новых и новых механизмов в кортикальном субстрате.

По мере онтогенетического созревания центров коры типическим образом наблюдается развертывание все большей содержательности и многообразия в составе кортикальных функций и, как обязательный спутник

возрастающего многообразия, возрастание скоростей, с которыми функции могут сменять друг друга, т. е. увеличение лабильности действующего субстрата.

Если взять достаточно конкретную и хорошо очерченную функцию коры, как например речь, то можно наблюдать постепенное развертывание, осложнение компонентами и возрастающую скорость протекания этих компонентов развивающегося процесса. Представляет большой интерес работа Бехтерева и Щелованова (1925), посвященная детальному изучению ребенка с момента его рождения. В течение первых двух дней ребенок, судя по его реакциям на различные раздражители, должен быть сочтен как еще глухой и незрячий. У него есть чисто местные рефлексы в глазах на внезапное освещение, но без каких бы то ни было признаков конвергенции глаз на источнике освещения и без каких бы то ни было признаков слежения глазами за источником освещения. Доминирует в поведении обонятельная рецепция, контролируемая вкусом и осязанием. На 20—22-й день впервые замечаются слежка взором за движущимся источником света и способность оборвать сосание по поводу неожиданного зрительного впечатления. С начала второго месяца имеется уже способность продолжительной остановки взора на светящемся предмете, «рассматривание предмета», могущее продолжаться минут 10 непрерывно. С половины третьего месяца — поворот головы и глаз в сторону источника звука, загороженного экраном. Это — начало той установки, которую Павлов описывал так: «Что такое?». К этому времени развития у ребенка начинается выделение «образа» предмета за отсутствием самого предмета, и с самого начала формирующийся образ предмета есть некоторый проект реальности, и именно эвристический проект реальности, подвергающийся затем многократной проверке и перестраиванию на основании практического сличения с реальностью. Что касается развития собственно речи, различные авторы сходятся в том, что ребенку сначала удается рефлекторноподражательное воспроизведение определенных звуков (приблизительно с 10-го месяца жизни). Затем возникает сравнивающее различение звуков, издаваемых самим ребенком, со звуками речи других людей применительно к предметному значению этих звуков (приблизительно к концу 1-го года). Наконец, постепенно приходит произнесение слов как знаков и имен, символизирующих вещи.

Основная роль коры мозга. Роль коры в целом совсем кратко можно характеризовать как роль посредника между двумя рядами фактов: с одной стороны, последовательным рядом фактов внешней среды, с другой стороны, рядом событий во внутреннем хозяйстве организма. Оба ряда протекают по своим достаточно упрямым закономерностям, и у коры нет средств мгновенно перестроить их. Но ей предстоит находить вновь и вновь такое соподчинение и увязку между этими рядами событий, которые обеспечивали бы существование данного зоологического вида и индивидуума в нормальной для него среде. Дело идет об обоюдном процессе подчинения темпов и сроков жизнедеятельности темпам и

срокам сигналов из внешней среды, равно как подчинения сроков в постепенно осваиваемой среде потребностям организма. Организм представляет собою систему тканей и органов различной лабильности и различных рабочих ритмов, способных в достаточно широких пределах изменяться под действием импульсов возбуждения. На кору ложатся общее гармонирование ритмов в организме, укладывание событий во времени, срочность правильной оценки текущей стратегической обстановки в среде, чтобы вовремя найти подходящий ответ на внешние события.

Аппарат, все время занимающийся управлением ритмами в тканях и органах, должен сам быть ритмическим деятелем по преимуществу. Обладая нервными элементами разнообразных ритмов, он должен быть способен согласовывать эти ритмы, синхронизируя ритмы в одних элементах, увеличивая гетерохронизм в других.

Биоэлектрические явления в коре. Как же изучать эту ритмичность возбуждений в коре, имеющую непосредственное отношение к основным законам нервной работы? До последнего времени хирургическая задача вскрытия черепа и мозговых оболочек была неизбежным этапом сколько-нибудь точного эксперимента над корой полушарий. Открытием исключительной важности была демонстрация колебательной «энцефалограммы», которую можно получить на чувствительном электроскопе при применении усилительной методики с электродов, прикасающихся к коже головы (Бергер, 1926, 1929).

В течение последних 15 лет стало на твердые ноги учение о биоэлектрических колебаниях в ритмах в коре. Стало возможно регистрировать и измерять их, не разрушая черепа, и по записям электрических эффектов на гальванометре или осциллографе в какой-то мере судить о природе и характере тех кортикальных процессов, которые вызывают эти электрические явления. Инициатива применения современного струнного гальванометра для изучения токов действия в коре теплокровного животного принадлежит киевскому физиологу Правдич-Неминскому (1925). Заслуга этого работника в том, что он первый установил в деятельной коре животного сосуществование нескольких ритмов, как бы накладывающихся друг на друга. Можно думать, что различные клеточные группы в коре возбуждаются в разных ритмах и с различными величинами электрических потенциалов. Бергер в Иене установил такую же множественность ритмов в коре человека.

В настоящее время токи действия мозга изучены уже настолько, что исследование их стало одним из диагностических приемов в клинике.

Известен целый ряд кортикальных ритмов: они обозначаются буквами греческого алфавита. Были описаны ритмы α, β, γ, δ. Стало более или менее точно известно относительно ритмов α и β, с деятельностью каких слоев коры они связаны. Один из способов такого определения заключается в том, что электроды гальванометра или осциллографа накладываются на голову так, что один из них, диффузный, прикасается к коже, скажем, затылка, другой же, точечный, может быть погружен в слои

коры на различную глубину. По мере приближения к тому или иному клеточному слою коры картина регистрирующихся токов изменяется: токи изменяются и по величине и по знаку. Можно применить вдобавок метод термокоагуляции кортикального вещества, т. е. выключения из работы клеток того или иного поверхностного слоя коры, дабы видеть, что после этого останется. Убив клетки поверхностных слоев, наблюдают, какие ритмы еще остались, и приписывают их, естественно, клеткам оставшихся слоев или оставшегося слоя. Уединяя таким образом слои, можно разобраться, от каких клеток и слоев коры зависят отдельные компоненты сложного кортикального ритма.

Ритм α представляет собою относительно редкие и значительные по амплитуде волны продолжительностью до 100 мс, напряжением до 0.2—0.6 мВ и частотою 8—10 в секунду. Область наиболее устойчивых и постоянных колебаний — в затылочной области коры. Наименьшее постоянство во лбу. Говоря вообще, колебания этого ритма отличаются большою изменчивостью даже у одного и того же лица в разные дни.

Ритм β представляет собою относительно частые волны небольших амплитуд продолжительностью в 35—40 мс, напряжением 0.13 мВ и частотою 20—30 в секунду.

Что касается других ритмик, их самостоятельность еще не получила общего признания, и, может быть, их придется рассматривать как производные колебания от первых двух.

У нас в Советском Союзе наибольшим мастером в области изучения кортикальных ритмов является доктор М. Н. Ливанов в Москве. Изучая осциллограммы приемами гармонического анализа Фурье при тех дополнениях, которые были внесены в этот метод Н. А. Бернштейном, Ливанов мог установить подвижность отдельных периодик, сгруппировывание волн на определенные участки времени, когда получаются производные амплитуды большой высоты, затем торможение определенных периодик, сопряженное с усилением колебательного возбуждения в других. Получается как бы доминирование клеточных возбуждений в том или ином кортикальном слое при одновременном угнетении токов в других слоях. Картины этого типа получаются при раздражении тех или иных рецептивных приборов. Независимо от раздражений с периферии описанные выше основные ритмы продолжаются спонтанно. Приходится говорить об «автоматизме» кортикальных возбуждений наподобие того, как мы говорим об «автоматизме» дыхательного центра в продолговатом мозгу или об «автоматизме» красного ядра в среднем мозгу. Периферические стимулы из органов чувств трансформируют ритмы возбуждений и порядки их протекания в коре, но кортикальные клетки способны к колебательным разрядам возбуждения и при полном физиологическом «покое» организма. В периферической нервно-мышечной системе мы так привыкли, что лишь прикладываемый нами раздражитель впервые инициирует возбуждение в ткани, которая без него покоится неопределенно долго! «Спонтанное» возбуждение высших центров кажется для нас загадоч-

ным! Приходится признать, однако, что оно составляет там нормальное явление, причем внешнее раздражение лишь видоизменяет порядки его протекания во времени. Впрочем, удивительная настойчивость этих колебательных разрядов в коре настолько исключительна, что невольно побуждала к пересмотру всего вопроса. Дело в том, что еще при более или менее поверхностном сне и при неглубоком наркозе электрические колебания в коре продолжаются и в основных чертах изменяются мало, более или менее замедляясь. Лишь с наступлением более глубокого сна или наркотического угнетения колебания эти обрываются и притом более или менее внезапно, с тем чтобы скачком возобновиться при начале просыпания. В дальнейших опытах оказалось, что еще при пересечениях мозгового ствола колебания в коре продолжаются в той или иной степени. Наиболее выразительно, в смысле выключения кортикальных ритмов, действует пересечение по таламо-кортикальным путям (Бремер, Леви, Гамман). Бишоф склоняется поэтому к мнению, что кортикальные ритмы являются выражением взаимодействия центров собственно коры с центрами thalami optici. Если это подтвердится, то в основе периодических разрядов возбуждения в коре скрывался бы не столько «автоматизм» разряжающейся активности центров на месте, сколько все вновь и вновь продолжающееся взаимное стимулирование нервных центров в замкнутом цикле вроде того моторно-проприоцептивного цикла, который предполагался Джемсом в спинальных этажах, или церебро-церебеллярного цикла, который Иелгерсма и Винклер указали в качестве непременного фактора для осуществления нормального речевого процесса. В данном случае дело идет о кортико-таламическом цикле.

Мы отметили, что наиболее мощные потенциалы складываются в затылочной области коры, т. е. в оптической области ее. В ответ на раздражение оптических рецепторов в оптической области коры наблюдается еще более выраженное расхождение во времени между разрядами различных амплитуд, интервалов и ритмов, чем было до раздражения периферических рецепторов. Было бы наивно, конечно, думать, что физиологическая интеграция достигается всегда и везде только синхронизацией в нервных путях. Сплошь и рядом она должна опираться на сопряженные торможения, т. е. на вящее расхождение во времени возбуждения отдельных приборов действующей системы. Согласно Бишофу и О'Лири, в стимулированной с периферии затылочной коре можно различить, во-первых, очень краткие и частые разряды высоких амплитуд, напоминающие токи действия периферических нервов; во-вторых, волны устойчивых ритмов с продолжительностью 5—10 мс, причем именно эти волны возрастают и по частоте и по амплитудам под влиянием стрихнина; в-третьих, наблюдаются волны длительного протекания до 100 мс. Более детальное изучение приводит авторов к убеждению, что первый порядок разрядов представляет собою «spikes» афферентных нервных волокон в коре; второй порядок — это разряды вставочных нейронов коры, прежде всего нейронов гранулярного слоя; третий порядок — возбуждения эф-

ферентных ганглиозных клеток коры по преимуществу. Вместе с тем два последних порядка кортикальных разрядов могут быть поставлены в соответствие ранее рассмотренным ритмам: более частому и более устойчивому β и менее частому и менее устойчивому, но зато более мощному по амплитудам ритму α. Именно более низкие и правильные ритмы относительно больших амплитуд преобладают в покое и при переходах ко сну. Периферическая стимуляция рецепторов ведет, напротив, к торможению волн ритма α, но к повышению амплитуд и частот ритма β. Это усиление возбуждений ритма β более или менее отвечает участку проекций на кору раздражаемого рецептора: зрению, обонянию, слуху, тактильной рецепции. Когда наблюдение ведется на бодрствующем, то соответственно тому, какие сенсорные участки коры в данный момент возбуждаются, в ту же сторону отмечаются видимые выражения акта внимания, интереса, эмотивного волнения (Дэвис, Эктор, Дюруп, Фессар и др.). Очень сильное раздражение периферических приборов ведет к распространению реакции на всю кору.

Представляет значительный интерес ход изменения кортикальных ритмов в онтогенезе (Д. Р. Смит, Линдслей). Наиболее рано складывающийся α-ритм у человека в возрасте 2—3 месяцев дает себя знать в затылочной, т. е. в зрительной, области с частотою 3—4 периода в секунду. Ритм этот затем повышается постепенно с тем, чтобы к возрасту 9—10 лет достигнуть 10 периодов в секунду, т. е. стать к этому сроку уже зрелым. Если α-ритм связывать, согласно Бишофу, с деятельностью эфферентных ганглиев коры, то только что приведенные цифры можно было бы читать так, что к 10-летнему возрасту человека эфферентная система его коры успевает достичь количественно зрелого состояния. Общие пути пирамидальной системы количественно определились. Дальнейшее развертывание кортикального субстрата продолжается в слоях мелких клеток с короткими аксонами, в особенности в гранулярном слое. Что на более поздних стадиях эволюции коры развертываются в особенности мелкоклеточные слои с короткими аксонами, это отмечалось в свое время еще Рамон-и-Кахалем. Физиологически дело приходится понимать так, что с достижением количественного постоянства эфферентной системы коры функциональное развитие коры идет далее в сторону включения все большего числа вставочных нейронов, а от этих последних — все новых и новых дополнительных синапсов к «общим путям» коры в смысле Шеррингтона. Клетки гранулярных слоев, принимая на себя сигнализации (нервные импульсы) с проекционных кортикопетальных путей, восходящих от периферических рецепторов, в свою очередь отправляют пути к другим клеткам коры и к местам конвергенции синапсов у эфферентных ганглиозных клеток пирамидальной системы. Тем более поучительно поведение α-ритма, т. е. ритма эфферентных клеток в особенности, в зависимости от наличного прихода импульсов с периферических рецепторов. Во время сна, когда приход импульсов от рецепторов в коре ослабевает или прекращается, α-ритм становится более однообразным и редким, могут появ-

ляться затяжные, очень растянутые во времени волны. Но зато акустические стимулы из среды могут возобновлять вспышки α-ритма независимо от полного просыпания. Вместе с тем, как только зрительные, акустические или тактильные раздражения начинают вызывать местную активность β-ритма, они служат поводом для задержки и блока α-ритма. По-видимому, мы можем различить здесь зависимость, уже знакомую нам по низшим этажам центральной нервной системы: в зависимости от того, в каком порядке и в какой исторической последовательности нервные импульсы будут достигать последних синапсов у исполнительных нейронов коры, эти последние будут реагировать то вспышками возбуждения, то торможением.

У нас были поводы отметить, что то, что мы называем «физиологическим покоем» органов и организма, не есть само собою разумеющееся состояние бездеятельности «за отсутствием импульсов», но представляет собою особую форму активной реакции, предполагающую высокую степень организации физиологического субстрата, и в частности нервной системы. В связи с этим представляет исключительный интерес только что отмеченное нами обстоятельство, на которое обратил внимание Бергер: наиболее правильный и бесперебойный ритм электрических разрядов коры, в особенности периодов α с их высокими амплитудами, получается именно в состоянии физиологического покоя, т. е. при отсутствии импульсов с органов рецепции. Правильный, почти гармонический ритм кортикальных разрядов является как бы фоном, на котором отмечаются текущие сигналы с рецепторов.

Лекция XXIII

Исполнительные приборы коры

Эфферентные пути коры. Кора полушарий может иметь двоякий доступ к мотонейронам низших сегментов, т. е. к общим конечным путям центральной нервной системы и к последним исполнительным реакциям на периферии. Первый доступ — через посредство экстрапирамидальной нервной системы, т. е. через относительно короткие пути коры к corpus striatum, к субталамическим ядрам межуточного мозга и к красному ядру среднего мозга, откуда начинаются рубро-спинальные пути к дальнейшим сегментам мозгового ствола. О существовании этого филогенетически древнейшего, конструктивно сложного пути сообщения от коры к мотонейронам мозгового ствола долгое время ничего не знали, пока не установил его клинически Монаков. Естественно, что наблюдать деятельность этого пути становится возможным лишь тогда, когда деятельность главного эфферентного аппарата коры, т. е. «пирамидальной системы», устранена вследствие заболевания или вследствие экспериментальной операции. Второй доступ к исполнительным мотонейронам ствола кора имеет через посредство длинных и спрямленных путей пирамидаль-

ной системы, т. е. через посредство кортико-спинальных и кортико-медуллярных трактов. По подсчетам Кэмпбелла, на человеке число путей пирамидального тракта, исходящего из одного мозгового полушария, достигает 250 000. Из этого числа десятая часть должна начинаться собственно от «гигантских пирамидальных клеток Беца», так как, по подсчетам того же Кэмпбелла, на одно полушарие человека приходится около 25 000 ганглиозных клеток этого типа. Во всяком случае среди путей непосредственной и ускоренной сигнализации коры в исполнительные станции мозгового ствола большим пирамидальным клеткам пятого кортикального слоя принадлежит значительная роль, и мы можем их рассматривать в качестве если не исключительных, то во всяком случае важных общих путей коры, к которым конвергируют сообщения из разнообразных других областей и клеточных групп коры.

Мы вспоминаем разницу между тем, что называется общим конечным путем, и тем, что называется общим путем. Когда дело идет о конвергировании нервных путей перед последней исполнительной нервной инстанцией, т. е. перед группой мотонейронов, непосредственно направляющихся к мышцам, то мы имеем перед собою общий конечный путь. Когда же дело идет о конвергировании нервных путей в том или ином центральном уровне перед некоторою группой нейронов данного уровня, выносящих из него сигналы на нижележащие центральные уровни, мы имеем перед собою не конечные общие пути к исполнительным органам, а лишь общие пути данного уровня к нижележащим сегментам нервной системы. Об общем конечном пути можно говорить лишь там, где дело идет о начале последних мотонейронов перед мускулатурой, т. е. о передних рогах спинного мозга и об их аналогах медуллярного уровня. Об общем пути мы могли и должны были говорить по поводу красного ядра и рубро-спинального пути, являющихся предметом и посредником конвергирующих влияний на экстрапирамидальную двигательную систему со стороны и коры, и субкортикальных центров, и мозжечка, и мозгового ствола. Мы видели затем, что конвергирование нейроаксонов к общим путям дает себя знать в различных частях центральной нервной системы и в системе рецепторов как общий принцип очень широкого применения. Он дает себя знать повсюду, где есть более или менее ограниченное конечное число выводящих нервных путей при значительно превышающем его числе приводящих нервных путей или вообще путей, могущих претендовать на соэксплуатацию данного выводящего пути.

Общий путь является предметом множественной эксплуатации со стороны сходящихся к нему нервных путей. Он является и предметом многократного обслуживания со стороны всех тех инстанций и аппаратов, которые посылают к нему свои пути. Он является по необходимости и местом трансформирования во времени сходящихся к нему разнообразных влияний и ритмов возбуждения, дабы перестройкой и торможением одних из них и подкреплением других мог получиться правильно координированный ритмический сигнал для дальнейшего проведения. В этом

смысле общий путь есть область и орган нервной координации на местах.

Физиологически мы должны представлять себе дело так, что ганглиозные клетки, которыми начинаются общие пути, учитывают и подытоживают всю совокупность влияний и импульсов, стекающихся к ним из конвергирующих путей, так что в результате, подлежащем дальнейшему проведению, в каждом мгновении оказываются учтенными и отраженными все мельчайшие участники сосредоточенного воздействия сходящихся путей на исходный синапс. Нам представляется не вполне правильным и довольно странным то представление, согласно которому упорядоченный и координированный результат возбуждения в общем пути достигается пропуском и неучитыванием очередных импульсов вследствие некоторого функционального дефекта, как бы своего рода утомления, или «относительного утомления» (Ферворн), или вследствие роковой необходимости всякой возбудимой системы разряжаться только по принципу «все или ничего» (Боудич, Гоч, Люкас).

Со своей стороны мы думаем, что координация в общем пути не есть парадоксальный результат дефектов впечатлительности и возбудимости вследствие утомления или вследствие периодического отсутствия потенциалов. Лишь при нашем допущении, что возбуждение в ганглиозной клетке может тонко градуироваться соответственно приходящим к ней влияниям и импульсам, а координированный результат возбуждения в общем пути является пластическим отражением до тонкости всей совокупности дифференциальных влияний с синапса на возбудимую систему клетки, — лишь при этом допущении становится биологически понятным богатое развитие синапсов с тенденцией к умножению концевых ветвлений приходящих нейроаксонов и с тенденцией увеличить поверхность соприкосновения ганглиозной клетки с концевыми ветвлениями аксонов. В частности, обе эти тенденции очень выражены в аппарате пирамидальных клеток коры, и в особенности гигантских пирамид Беца. На них мы имеем право смотреть как на типичные общие пути коры головного мозга к исполнительным путям мозгового ствола.

Возобновив в своей памяти разницу между конечными общими путями и общими путями отдельных центральных этажей, мы должны отметить для коры полушарий следующие черты.

Кора полушарий является мощной участницей в пучках конвергенции, сходящихся перед мотонейронами мозгового ствола как общими конечными путями. Внутри себя самой в лице пирамидальных эфферентных нейронов, и в частности гигантских пирамид Беца, она имеет свои общие пути, к исходным клеткам которых конвергируют разнообразные кортикальные пути. Таким образом, на путях к мышцам через посредство собственно пирамидальной системы кора имеет по крайней мере две координирующих инстанции: в системе синапсов перед пирамидальными путями и в системе синапсов перед мотонейронами. Как повсюду, так и в коре общий путь с конвергирующими синапсами перед ним является

местом координации и новообразования очередных механизмов из всех тех, которые при прочих равных условиях на месте виртуально осуществимы. Неудивительно, что синапсы у больших пирамидальных клеток коры в последнее время являются предметом направленного внимания физиологов (Эдриан, Экклс, Лоренте де Но).

В пользу того утверждения, что эфферентные приборы коры сосредоточены в особенности в трех нижних слоях ее, говорит то наблюдение, что так называемое вторичное, или гудденовское, перерождение после перерезки пирамидальных путей в мозговом стволе охватывает почти исключительно клетки IV, V и VI слоев (Монаков, Ниссль, Маринеско, Вилькенбург, де Фриз). Если верно, что нижние инфрагранулярные слои коры соответствуют филогенетически древнейшим аппаратам неопаллиума, то сосредоточение эфферентных механизмов коры в инфрагранулярных слоях следует понимать так, что кора пользуется в качестве своих исполнительных органов филогенетически выработанными, старыми, унаследованными путями, с тем чтобы, приняв их за свои общие пути, трансформировать затем их работу, пластически перестраивать их механизмы соответственно возрастающему разнообразию новых и новых путей и заданий из прочей коры, вступающих дополнительно в процесс конвергенции перед эфферентными приборами. Очень характерно при этом, что чисто рецепторные афферентные пути коры, образующие проекцию на кору сигналов из периферических органов рецепции соответствующих им посредников thalami optici, проникают через нижние клеточные слои коры, не ветвясь, но восходя прямо к клеткам IV и III слоев. Здесь они распадаются сразу на множество ветвей, образующих целое сплетение вокруг и среди клеток Гольджи II рода, которые составляют толщу IV слоя; менее густое сплетение образуют они у клеток III слоя. Только что отмеченное сплетение среди клеток гранулярного слоя образует бесчисленное множество синапсов афферентных проводников коры с мелкими клетками IV слоя, а этот слой приходится расценивать как аппарат «вставочных клеток», достигший в коре высокой гипертрофии. От вставочных клеток Гольджи II рода коротенькие нейроаксоны направляются к дендритам пирамидальных и веретеновидных клеток крупных и средних размеров. Стало быть, клетки гранулярного слоя являются посредниками передачи афферентных импульсов на афферентные аппараты коры. Но, сверх того, восходящие афферентные пути могут подходить к восходящим дендритам больших и средних пирамидальных клеток и помимо гранулярного слоя, образуя непосредственно на них свои синапсы. Зато, как общее правило, афферентные пути от специальных рецепторов не дают синапсов у малых пирамид, у коротких веретеновидных клеток и у мелких клеток нижнего слоя. Эти клетки получают импульсы с боковых коллатералей ассоциативных и интракортикальных волокон по мере проникания последних через слои коры.

Возвращаясь к основному эфферентному аппарату коры, т. е. к пирамидальным клеткам, необходимо отметить, что их нисходящие нейроак-

соны отдают от себя боковые ветви, которые в свою очередь могут ветвиться и образовать при этом пути возвратного направления, теперь уже поднимающиеся к более поверхностным слоям. На эти возвратные (рекуррентные) ветвления в свое время обратил внимание Рамон-и-Кахаль, физиологическое же их значение подчеркнуто в особенности американцем Лоренте де Но. Замечательно следующее. Клетки IV (гранулярного) слоя поддерживают связи через свои аксоны с пирамидальными клетками III и II слоев, и в то же время эти последние клетки ответвляют от своих аксонов коллатерали к клеткам IV слоя. Аксоны пирамидальных клеток, как правило, отдают на уровне V слоя большое количество более или менее горизонтальных ветвей, распространяющихся в V и IV слоях, в особенности кверху от V слоя. В сущности такой же возвратный (рекуррентный) ход имеет место для длинных ассоциативных путей, соединяющих полушария через corpus callosum. Так, малые пирамидальные клетки, или глубоко лежащие звездчатые клетки VI слоя, отдают от себя такие ассоциативные волокна, спускающиеся из данного полушария, с тем чтобы через субкортикальное белое вещество и callodum проникнуть в симметричное полушарие и подняться там опять в кортикальные слои. Аксоны от клеток V и VI слоев, образуя густые сплетения на своем уровне, отдают от себя коллатерали, проникающие через V и IV слои до клеток III, II и даже I слоев.

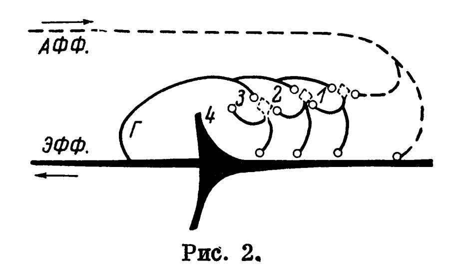


Рис. 2.

Из только что изложенного становится ясно, что уже в самой структуре коры отпечатлена в широкой степени возможность распространения нервных импульсов по замкнутым циклам, вроде того межцентрального цикла, который был отмечен голландскими учеными Винклером и Иелгерсма и который мы рассматривали по поводу иннервации речевого аппарата. Афферентный импульс сообщается дендриту пирамидальной клетки, во-первых, через посредство восходящей ветви и ее ближайшего синапса в верхних кортикальных слоях; во-вторых, через посредство клеток Гольджи II рода в IV слое, т. е. через посредство мощного сплетения и множественных синапсов этого уровня. Принявший на себя импульсы из этих источников пирамидальный нейрон передает от себя разряды возбуждения в свой нейроаксон, который своими возвратными сигналами на клетки гранулярного слоя и других верхних слоев коры имеет возможность трансформировать дальнейшее течение приходящих импульсов, а стало быть, и свой конечный эффект.

В наиболее сокращенном виде эти зависимости изображены на схеме Лоренте де Но (рис. 2). Схема подчеркивает значение системы вставочных нейронов в центральной нервной системе вообще, в аппарате коры полушарий в особенности. Восходящий афферентный путь стимулирует

дендрит пирамидальной клетки, а вместе и систему вставочных нейронов 1, 2, 3, 4..., которые увязаны синапсами между собою и с пирамидальной клеткой. Отсюда — аппарат, способный видоизменять и перестраивать ход начавшегося возбуждения в пирамидальной клетке. Сверх того, афферентный нейроаксон этой последней своею возвратною ветвью *r* способен сигнализировать на систему вставочных нейронов о ходе текущего процесса возбуждения в пирамидальном нейроне и тем вносить дополнительные варианты в окончательный результат. Таков в самом сокращенном виде план синапса перед общим путем коры.

. . . .

Лекция XXV

Некоторые принципы координации

Принцип общего пути. На протяжении всего изложения физиологии центров мы исходили из принципа общего пути как основного принципа нервной координации. Основная мысль этого принципа, именно как *принципа координации,* заключается в том, что увязка и координация в деятельности центров происходят не оттого, что в дело вмешивается какой-то дополнительный, специально «координирующий» центр высшего порядка, привносящий впервые увязку и порядок в хаотическую до сих пор активность низших центральных уровней; она происходит в любом центральном уровне на месте и происходит по необходимости потому, что в любом центральном уровне исполнительных аппаратов меньше, чем претендующих на их эксплуатацию афферентных путей. Вследствие такого отношения между афферентными и эфферентными приборами последние принуждены а) вырабатывать в себе столько возможных модификаций действия, сколько конвергирующих афферентных приборов, и б) в каждый отдельный момент давать место одной модификации действия изо всех возможных, тормозя все прочие и тем самым превращая рефлекторный прибор на данный момент в полносвязный механизм с одной степенью свободы.

Как видим, принцип общего пути есть не что иное, как *принцип виртуальных механизмов,* последовательно осуществляемых в группе исполнительных путей и органов афферентными импульсами, причем для каждого отдельного момента полносвязность очередного механизма достигается не иначе, как срочным торможением всех прочих, на месте возможных механизмов.

Физиологический смысл общего пути и понятие о физиологическом механизме. Физиологическое значение общего пути как координирующего аппарата нагляднее всего видно там, где открыты непосредственному наблюдению эффекторы общего пути. Мы имеем это в конечном общем пути, состоящем из мотонейронов с мышцами. То, что наблюдаем мы здесь, принципиально переносится mutatis mutan-

dis [2] на общие пути высших уровней. Общий конечный путь, обслуживающий мускулатуру конечности, представляет собою более или менее определенное, сравнительно небольшое количество мотонейронов с соответствующими мышцами, которое дает возможность осуществить в конечности механизмы то экстенсорного толчка, то сгибания, то разгибания, то приведения или отведения, то чесания в различных его модификациях и т. д. Механизмы эти сменяют друг друга в конечном общем пути в зависимости от того, какие из конвергирующих к нему нервных путей в данный момент стимулированы в особенности. Итак, конечный путь скрывает в себе возможность разнообразных рабочих применений, приблизительно стольких рабочих применений, сколько разнообразных афферентных путей к нему конвергирует, но каждое из этих рабочих применений, каждый из осуществляющихся механизмов имеет возможность протекать, хотя бы очень ненадолго, вполне отдельно и полносвязно только при условии исключения на соответствующий срок всех прочих возможных движений и механизмов в тех же мышцах и сочленениях. Механизмы получаются в анатомических костно-мускульных системах не иначе, как торможением возможных перемещений, за исключением одного, в направлении которого в данный момент протекает реакция.

Чем же отличается физиологический механизм в теле животного от технического механизма? Во-первых, тем, что он образуется на самом ходу реакции, и, во-вторых, тем, что в техническом механизме однажды избранная для эксплуатации степень свободы обеспечивается конструкцией раз навсегда, тогда как в рефлекторном приборе на одних и тех же конструкциях может быть осуществлено последовательно столько переменных механизмов, сколько есть налицо степеней свободы, каждый же из последовательно осуществляемых механизмов достигается постольку, поскольку активно тормозятся все имеющиеся налицо степени свободы, кроме одной.

Значение коры мозга в развитии общего пути. Когда данный общий путь включается в работу более высоких центральных этажей, это значит, что к нему конвергируют и в его воронке начинают участвовать дополнительные пути из этих новых этажей, преобладание приводящих путей над исполнительными еще возросло, количество виртуальных механизмов на месте увеличилось, увеличилась и потребность в торможении для успешного осуществления возможных на месте действий в достаточно чистом виде. Например: с момента включения мотонейронов передней конечности в систему кортикальных путей к прежним возможным и исторически достаточно выработанным механизмам сгибания, разгибания, отведения, приведения, чесания и т. д. прибавляется ряд новых механизмов, в том числе таких тонких, как писание и рисование. Диапазон возможных применений общего пути возрос, но тем самым возросли и задачи срочного и точного торможения анатомически возможных, но

---

[2] по внесению всех необходимых изменений (*лат.*).

в данный момент вредящих движений, когда на очереди у человека механизм письма. Каждый из нас вспоминает из личного опыта, что немало упражнений и труда требовалось для того, чтобы достаточно дисциплинировать поведение руки, прежде чем мы научимся координировать быстрое и четкое письмо, выключив позывы к другим, в данный момент несвоевременным движениям.

Принцип общего пути, принцип виртуальных механизмов говорит о том, что система рецептивных и афферентных путей в нервной системе и в отдельных ее участках возрастает и дифференцируется в филогенезе скорее, чем система исполнительных приборов. Отсюда и возникает характерная позиция центральной нервной системы, сопровождающая ее, по-видимому, во всех ее задачах: как можно было бы в бесконечно разнообразной и калейдоскопически изменяющейся конкретной среде обойтись при помощи конечного и, вообще говоря, небольшого количества исполнительных инструментов и умений, которыми располагает в каждый данный момент организм? Задача решается нервною системою, говоря вообще, так: прежде чем в порядке филогенеза будет возможно заговорить о возникновении нового исполнительного инструмента и нового рабочего органа соответственно новым заданиям среды, в пределах еще прежних исполнительных инструментов онтогенетически вырабатываются новые функциональные разновидности действия, оказывающиеся на положении виртуальных механизмов и достигающиеся новыми сочетаниями прежних анатомо-физиологических данных.

Связь развития общего пути с возрастанием лабильности. Я думаю, что нам нет нужды много распространяться о том, что с умножением в общем пути числа виртуальных механизмов, т. е. с умножением конвергирующих к нему путей из высших этажей и с возрастающим разнообразием возможного рабочего его применения, на очередь становится во все более острой форме необходимость обеспечить достаточную скорость смены в общих путях последовательных механизмов, т. е. достаточную быстроту и четкость последовательных переходов действующего нервно-мышечного субстрата от выработки одного механизма к выработке другого. Если в порядке спинальной иннервации данный нервно-мышечный субстрат передней конечности мог осуществлять в себе, например, шесть последовательных механизмов и смена этих последних могла уложиться в отрезок времени t_1 t_2, то с включением субстрата в центральную иннервацию число возможных в нем механизмов значительно возрастает и в прежний отрезок времени t_1 t_2 надо будет обеспечить смену уже не шести, а примерно двадцати пяти механизмов. Это предполагает, очевидно, значительно увеличенную скорость и четкость осуществления каждого из механизмов, а также переходов между ними. В свою очередь возрастающая быстрота и четкость переходов предполагают возрастающую быстроту срочной сигнализации в нервных путях, т. е. возрастающую лабильность действующего субстрата. Все это делает понятным физиологический смысл возрастания лабильности

в нервных и мышечных аппаратах по мере онтогенетического созревания нервной системы и по мере возникания для нее новых задач.

Изложенное до сих пор относительно принципа общего пути как принципа координации может быть сформулировано вкратце таким образом. Нервная координация, или, говоря по-русски, соподчинение физиологических приборов в порядке их нервной увязки, есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного, специально «координирующего» центра. Координация в смысле соподчинения нервных актов получается по необходимости из невозможности осуществить одновременно требующиеся механизмы в одном и том же, относительно узко очерченном исполнительном аппарате. Чем больше новых функций вырабатывается в прежнем субстрате, т. е. чем большее число виртуальных механизмов может быть осуществлено в общем пути, тем выше лабильность возбуждающихся систем, тем уплотненнее во времени могут происходить переходы от одной функции к другой и от одного механизма к другому. Но, вместе с тем, тем отчетливее во времени протекание каждого из сменяющихся механизмов с переходами от одного рабочего вектора к другому. Это значит, что возрастающее разнообразие возможных отправлений и механизмов в общем пути само по себе предполагает возрастающую четкость и срочность наступления торможения прочих возможных механизмов, когда имеется на очереди механизм с определенным вектором действия. Как бы кратко ни было протекание каждого отдельного механизма во времени, в субстрате высокой лабильности он успевает протекать с отчетливостью полносвязной системы, со срочным торможением прочих возможных реакций. Отсюда мы можем догадываться: чем более многообразны функции нервного субстрата, тем более полносвязна должна быть работа нервной системы в целом, но тем быстрее возможны переходы от одного механизма к другому. Чем более высоко дифференцирована нервная система по многообразию доступных ей отправлений, тем больше значение сроков протекания отдельных возбуждений и отдельных компонентов реакций в ней, тем больше значение и срочного торможения в момент протекания отдельного механизма.

Лекция XXVI

Некоторые принципы координации

(продолжение)

Общие пути в коре большого мозга. По поводу общих путей специально в коре полушарий надо отметить, что между ними должны играть во всяком случае выдающуюся роль те, которые связаны с пирамидальными клетками кортико-спинальных и кортико-медуллярных путей. Бесчисленные синапсы на их дендритах и клеточных телах создают

исключительно благоприятные условия для того, чтобы в этих клетках могло длительно поддерживаться и накапливаться местное стационарное возбуждение под влиянием вновь и вновь приходящих импульсов. Когда приходящие импульсы доведут возбуждение ганглиозной клетки почти до рубежа, когда готовы начаться разряды возбуждения в виде волновых импульсов в ее нейроаксон, удобно может наблюдаться момент, когда поднимающийся в кору дополнительный импульс доводит кору до разрядов в нисходящие пути с такой скоростью, как будто бы и не было никакой центральной задержки, а заранее подготовленная ганглиозная клетка проводила через себя импульсы так же быстро, как и гомогенный нервный путь. Если на высоте готовности начать разряды возбуждения в нейроаксоны, ганглиозная клетка оказывается исключительно отзывчивой на вновь приходящие импульсы, дабы по их поводу фактически приступить к очередной отправке волн возбуждения к эффекторам мозгового ствола, то при том состоянии, когда стационарное возбуждение в клетке еще продолжает накапливаться, приходящие в клетку импульсы идут всего лишь на поддержку местной скрытой суммации возбуждения на месте, но не проводятся далее; тогда мы будем иметь в результате уже не экзальтацию, как в первом случае, но торможение импульсов. Происходить и тот и другой эффекты будут в том же самом аппарате ганглиозной клетки в зависимости от состояния, в котором приходящие импульсы будут заставать данную клетку. Внезапный, очень сгущенный во времени залп импульсов на клетку сразу из множества ее синапсов может довести ее до интенсивного и очень быстро заканчивающегося разряда возбуждения в порядке своего рода «детонации», как стал выражаться Экклс.

Что касается кортико-педальных, восходящих импульсов, то они приносятся путями, пронизывающими нижние инфрагранулярные клеточные слои коры без ветвления и синапсов, но зато они дают богато развитые концевые сплетения с многими синапсами, во-первых, среди клеток гранулярных слоев и, во-вторых, у дендритов пирамидальных клеток с длинными аксонами. Афферентные импульсы могут достигать общих путей коры в лице пирамидальных клеток, во-первых, через посредство синапсов от гранулярных клеток и, во-вторых, через непосредственные синапсы от афферентных путей. Мы вспоминаем, что система синапсов у пирамидальных клеток увеличивается дополнительно телодендриями от ассоциативных и других внутрикортикальных путей. Человеческая кора по сравнению с низшими кортикальными аппаратами характеризуется в особенности мощным развитием гранулярных слоев. Будучи посредниками в передаче эфферентных импульсов к дендритам пирамидальных клеток, они должны играть роль многократных трансформаторов для этих импульсов, причем пирамидальные клетки с момента возникновения разрядов возбуждения из них в их аксоны оказываются способными сигнализировать со своей стороны на эти гранулярные трансформаторы через аппарат возвратных коллатералей. Все это говорит за то,

что стационарное возбуждение в общем пути коры, равно как моменты возникновения эфферентных импульсов из коры в мозговой ствол, регулируется чрезвычайно тщательно в системе гранулярных слоев. Клетки же этих последних, будучи заключены в густые концевые сплетения от афферентных восходящих путей, могут подвергаться стимуляции с этих путей почти мгновенно целыми группами, изменяя в себе функциональное состояние сразу множественными же группами. На это обстоятельство обращает нарочитое внимание де Но, предполагая здесь важный момент внутрикорковой координации. Весьма правдоподобно предположение И. С. Беритова, что групповые изменения функционального состояния в гранулярных клетках под действием окружающего сплетения аналогичны то катэлектротону с повышением возбудимости, то анэлектротону с угнетением возбудимости. В таком случае нетрудно представить себе, как должны варьировать посылаемые из гранулярных клеток импульсы и по амплитудам, и по частотам и как будут в связи с этим изменяться сроки прихода импульсов к пирамидальным клеткам.

Принцип доминанты. Теперь надо сказать вкратце о принципе доминанты. После только что изложенного нами о роли стационарного возбуждения, с одной стороны, и об аппарате общего пути — с другой, понимание принципа доминанты не представляет уже никаких затруднений. Тем самым, что аппарат общего пути занят в текущий момент осуществлением некоторого определенного механизма, в нем оказываются снятыми с очереди и вытесненными прочие механизмы, фактически возможные в том же общем пути. Это значит, что возбуждение аппарата общего пути в сторону определенного рабочего вектора предполагает сопряженное с этим возбуждением торможение на данный момент времени других движений в том же общем пути. Это сопряженное торможение является и последствием возбуждения в аппарате общего пути определенных нервных элементов, непосредственно направленных на выполнение работы в формирующемся механизме, но оно же является и условием оформления данного механизма. При этом в торможении этом, имеющем явно координирующий характер в центрах, выступают отчетливо, с одной стороны, возбуждение тормозимое, т. е. подлежащее исключению на время осуществления очередного механизма, и возбуждение тормозящее, т. е. являющееся вместе с тем источником работы в том же механизме. Торможение является здесь вполне отчетливо модификацией и результатом столкновения возбуждений в общем пути. Очевидно, мы имеем здесь перед собою торможение, по Введенскому, в прямом применении его к делу координации.

Возникает вопрос, чем же определяется преобладание в общем пути из всех возможных в нем механизмов одного того, который сейчас фактически в нем протекает. Ведь совершенно очевидно, что для осуществления этого определенного механизма из всех прочих возможных нужно, чтобы соответствующие центры располагали какими-то преимущественными условиями, дабы иметь возможность выступить первыми, успеть

затормозить прочие и затем некоторое время поддерживать это торможение в видах устранения других механизмов.

Затруднения нет, когда дело идет об искусственном опыте и мы имеем возможность вызывать рефлексы в общем пути раздражением отдельных нервных веточек. Когда, например, в той или иной конечности мы прикладываем электроды к определенной нервной ветви, в общем пути вызывается достаточно точно предвидимое нами рефлекторное движение, т. е. механизм с хорошо предвидимым вектором, и это происходит просто потому, что раздражаемый нерв несет импульсы к ближайшим центральным клеткам, и тогда этим последним принадлежат преимущества инициативы движения, первого вступления в работу, тогда как прочие или не успевают вступить в реакцию, или с самого начала вступления в реакцию уже испытывают встречные тормозящие влияния с центров, вступивших в работу первыми.

Понять условия преобладания определенного механизма и соответствующих центров труднее, когда дело идет о естественной деятельности нервной системы, а в нервных путях почти непрерывно проносятся импульсы из разнообразных центральных источников и периферических приборов. Как в этих условиях при всем многообразии импульсов, притекающих в общий путь, может получаться и поддерживаться более или менее продолжительно устойчивое преобладание одного определенного механизма из всех прочих возможных? Понять это преобладание возможно при условии, что посредством предыдущей подготовки в определенной центральной группе общего пути успевает сложиться стационарное возбуждение, которое обеспечивает на месте повышенную отзывчивость (снижение порогов возбудимости) в отношении текущих импульсов, длительно поддерживается на месте этими импульсами и, достигнув достаточной величины, способно по поводу этих же импульсов давать облегченные и ускоренные разряды возбуждения в эффекторы соответствующего механизма. Такая односторонняя наклонность реагировать однообразно механизмом сгибания или механизмом почесывания в ответ на разнообразные раздражения может быть легко вызвана в общем пути конечности, если незадолго перед этим была создана предварительная подготовка центров сгибания более или менее продолжительным, хотя и не сильным раздражением кожного нерва в рецептивном поле сгибательного рефлекса или если в начале опыта был приложен слабый раствор стрихнина узко местно к дорсальной поверхности спинного мозга тех сегментов, которые связаны с рецептивным полем чесательного рефлекса. Точно так же если предварительным местным электрическим раздражением или местным приложением стрихнина образовать в коре полушарий фокус повышенной возбудимости и реактивности в участке сгибания правой передней конечности, то потом в течение некоторого времени животное будет обнаруживать наклонность реагировать сгибанием правой передней конечности на разнообразные раздражения, в том числе даже на такие, казалось бы, не идущие к делу, как приложение

индукционных токов к тому участку двигательного поля коры, с которого должна получаться экстензия реагирующей конечности (Введенский), или как звонок, служивший до этого в качестве условного раздражителя для пищевой реакции (Фурсиков). Любой механизм, способный сложиться или выработаться вновь в общих путях, может быть превращен в монотонно и назойливо повторяющуюся реакцию, если мы сумеем длительно поддерживать в центрах соответствующий фокус стационарного возбуждения и повышенной реактивности. И, как всегда, механизм будет складываться и обеспечиваться при своих повторениях сопряженными торможениями всех тех движений и реакций, которые нарушали бы его в общих путях. Сопряженные торможения обнаружить будет тем легче, чем в более тесных границах возьмем мы общий путь, в котором складывается назойливо навязывающаяся реакция. Когда дело идет об упомянутых выше случаях назойливой реакции сгибания конечности вместо ожидаемого разгибания, мы имеем совершенно явные торможения механизма разгибания по поводу того, что центральные пути конечности в данный момент оказывают к сгибанию «преимущественное предрасположение» (to be dominantly disposed, как выразился Шеррингтон в 1912 г.). В других случаях, когда конкурирующие реакции кажутся нам по своему центральному субстрату разобщенными более значительно и не так легко уловить их общий путь, где бы происходила их коллизия, сопряженное торможение раскрывается по своему содержанию лишь специальным исследованием. Например, когда пищевая реакция осложняется или замещается доминирующей в текущий момент деятельностью конечности, перед нами глубоко интересная проблема, как осложнение одной реакции другою превращается в замещение ими друг друга. Специальное сталкивание во времени реакций пищеварительного тракта с кортикальными реакциями в конечностях (Ухтомский, 1904, 1910, 1911) выявило с достаточной отчетливостью сопряженное торможение реакций скелетной мускулатуры по поводу подготовленных реакций пищеварительного аппарата с пуском в ход этих подготовительных реакций как раз теми импульсами, которые должны были бы дать реакции в скелетных мышцах. Вот эта радикальная перестановка в путях и в направлении фактической стимуляции и фактического складывания механизмов в зависимости от заранее подготовленного фокуса повышенной реактивности в центрах и дала повод отметить *принцип доминанты* как особый аппарат координации в нервной системе. Дело идет о возможности перестраивания реакций и о возможности предвидеть их направление а) по заранее подготовленному фокусу повышенной реактивности в центрах и б) по сопряженным с данным фокусом торможениям. В этих более сложных случаях, когда сталкивающиеся реакции кажутся значительно разобщенными по субстрату, само содержание сопряженного торможения может служить наводящим указанием того, где надо искать их общий путь. Для столкновения и конкуренции глотательных рефлексов с кортикальными локомоторными реакциями я должен был допустить общий путь

в высших уровнях — кортикальных или субкортикальных — на том основании, что торможение локомоции во время глотания не сопряжено с непременным выпадом местных спинальных и тонических рефлексов в конечностях. Будучи в значительной степени заторможены для кортикального управления, местные рефлексы в конечностях во время частого глотания оказываются незаторможенными. Значит, конкуренция глотательных и локомоторных иннерваций складывается выше уровня спинальных и, вероятно, позно-тонических рефлексов в конечностях. Там же и действующий в данном случае общий путь с сопряженными торможениями.

Лекция XXVII

Некоторые принципы координации

(*окончание*)

Принцип доминанты. На протяжении всех наших бесед о нервных центрах мы видели, что общий путь как аппарат координации присутствует во всех центральных этажах. Значит, во всех центральных этажах следует ожидать и распределений во времени возбуждения и торможения в сотрудничающих путях. Когда дело идет об общих путях в высших центральных этажах, в коре в результате их деятельности мы будем получать уже не более или менее координированную работу отдельных органов, но координированное «поведение организма в его среде». В наиболее широкой перспективе встанет проблема о том, как создается и обеспечивается устойчивый вектор поведения животного при всем разнообразии конкретной среды, через которую приходится держать путь, и как складывается сопряженное торможение сторонних рефлекторных позывов, обеспечивающее определенность и устойчивость поведения? Общим путем, за обладание которым сталкиваются между собою в коре разнообразные импульсы, может становиться тогда мозговой ствол в целом. Именно для кортикальных иннерваций предвидел Шеррингтон еще в 1906 г. в качестве общего случая, что «сам промежуточный путь в сером веществе мозга становится общим путем и, следовательно, механизмом аккомодации».

Принцип доминанты подчеркивает в ходе развития центральных реакций и их координации значение следующих моментов в отдельности: а) накапливающаяся длительная активность центров на месте, способная служить источником волн возбуждения под действием дополнительных импульсов; б) факторы подготовки возбуждения в центрах и факторы его осуществления для эффекторов; в) разряд под действием дополнительных раздражений подготовлявшегося до этого возбуждения в виде импульсов в общий путь, осуществляющих в последнем определенный механизм при сопряженном торможении прочих возможных движений.

Для завершения этого отдела разберем несколько конкретных примеров, в которых более или менее отчетливо видим черты доминанты, ее значение в качестве средства координации и ее возможное практическое значение в поведении. Всякий инструмент может получить и полезное применение к делу в умелых руках и более или менее бесполезное, а то и опасное употребление при неопытности!

Центральная нервная система с ее высшими задачами, с одной стороны, и, с другой стороны, вегетативная нервная система с обслуживанием аппаратов обмена веществ и пищеварения — еще очень недавно они представлялись настолько различными по субстрату и по принципам иннервации, что теоретиками ставилась под сомнение самая возможность быстрой переброски влияний из одной из них на другую. Практически мы знаем, однако, что постепенно подготовляющаяся активность нервных аппаратов кишечника перед приближением дефекации решительным образом снимает с очереди текущие задачи коры головного мозга, тогда как попытки намеренно задержать процесс в кишечнике нередко ведут лишь к стимуляции его. Очень выразительное временное доминирование вегетативного процесса над кортикальным!

Вот еще пример совершенно из другой области, на этот раз из области высшей нервной деятельности. Макака, получившая в руки зеркало, ведет себя в высшей степени замечательно. Забравшись в более или менее укромный угол, она способна часами высиживать, детально рассматривая свое изображение, изредка двигая то головой, то зеркалом, и увлекается при этом так, что забывает про еду и питье, не реагирует на текущие раздражители или реагирует лишь короткими защитными рефлексами на раздражители, которые без зеркала привлекали бы ее оживленное внимание. Та же макака, оправившись после удаления у нее затылочных, т. е. зрительных, долей коры, относится к зеркалу совсем по-иному. Получив в руки зеркало, она сначала не знает, что с ним делать, а затем догадывается использовать его вместо доски для сидения. Разрешив вопрос о зеркале таким узкоутилитарным образом, макака успокаивается и переходит к очередным делам.

Вот картина из дорожных наблюдений в вагоне. В московском поезде, направляющемся в Ленинград, поутру, проехав Вишеру, просыпается молодая дама и, достав из сумочки зеркальце, на протяжении десятков километров детально изучает свое изображение с сосредоточенностью, которая не дает ей заметить, что делается вокруг нее в купе, так что остаются незамеченными и официант, приносящий кофе, и кондуктор с квитанциями, на отсутствие которых пассажирка жалуется уже в виду Ленинграда. Возможно, что такая доминанта, свидетельствующая во всяком случае о высоком развитии зрительных анализаторов в коре полушарий, легко превращается в занятие, уже не вполне производительное, хотя и уместное для дамы, желающей быть приятной во всех отношениях.

Вот и еще примеры доминант. Все мы с детства помним трагический конец Архимеда. Поглощенный своими вычислениями для механизмов,

защищающих его город от римского нашествия, он совершенно оторвался от ближайшей к нему действительности, отдаваясь проектируемой действительности будущего. Чертежи и проекты, которыми занят был он на своем дворе, сосредоточивали на себе весь его ум и всю его наблюдательность. Сиракузы пали, во двор стали забегать римские солдаты, а Архимед не пытался спастись и хлопотал только о том, чтобы не портили его чертежей. Римляне его убили. Мощная установка исследователя поглощала великого физика, когда римские войска брали его город.

Вот, наконец, и еще пример доминанты в ее непроизводительности и ведущей настойчивости для сознания. В юношеском произведении Л. Н. Толстого «Казаки» молодой офицер подъезжает на ямских лошадях по степи впервые к кавказской линии. Среди дорожных разговоров ямщик неожиданно указывает вдаль на синеющую гряду не то дальних облаков, не то гор и говорит: «А вон и горы». Пассажир весь впивается в давно жданную линию и затем, в течение всего этого дня медленного приближения к Кавказу, о чем бы ни говорилось у них с ямщиком, внимание возвращалось все опять и опять к одному: «Ну, а как же горы?.. Где же горы?».

Во всей своей типичной односторонности для каждого отдельного участка жизни доминанта является органом, формирующим и исследователя и художника, шаг за шагом приближающим их к непрестанно обновляющемуся, все более детальному, все более разностороннему и дальновидному распознанию действительности, дальновидному, может быть, не лично для самого Архимеда, а для будущих людей.

Все те конкретные примеры доминантных установок более высокого порядка, которые протекают с участием коры полушарий, сопровождаются вместе с тем почти всегда и эмотивными реакциями. Спрашивается, не опорочивает ли это обстоятельство доминанту в принципе с точки зрения той педагогики, которая хотела бы воспитывать человеческое поведение как можно далее от мотивов, окрашенных эмотивными волнениями? Страсть и эмотивное волнение не являются ли по преимуществу препятствиями в деле холодного рассуждения и беспристрастно-логического распознавания правды? Вопросы эти велики и глубоки настолько, что мимоходом о них говорить не приходится. Здесь нам, как физиологам, можно и нужно обратить внимание лишь на следующие факты. Большое число из тех великих творцов в науке, биографии которых нам известны, оказываются глубоко, а подчас даже бурно эмотивными людьми. Достаточно вспомнить наших Ломоносова, Лобачевского, Менделеева и Сеченова, с другой стороны, иностранцев — Гумбольдта, Фарадея, Гаусса, Либиха и Людвига. Люди большой дисциплины держат себя в крепких вожжах, так что для стороннего наблюдателя поведение представляется высоко выдержанным и ровным. Но более внимательное изучение материалов дает видеть скрытую работу горячих эмотивных влечений, стимулировавших поиски этих пионеров научной мысли. Такие «классики» спокойно развивающегося натуралистического мышления, как

Роберт Майер, Гельмгольц или Вант-Гофф, отличались от прочих не родовым образом, а лишь степенью дисциплинированной выдержки текущей работы.

Что касается художников и музыкантов, то нам хорошо известны исключительная эмотивная впечатлительность и отзывчивость великих представителей литературы и искусства, дающие им возможности почти адекватного отражения того, чем живы и чего ищут их современники и читатели. Принципиально возражать против того, что эмотивные волнения и мотивы могут иметь полезное значение в науке и литературе, начинают там, где думают, что человеческая мысль должна иметь и имеет внутри себя свое самообеспечение, так что лишь бы сохранять безукоризненную формальную последовательность и непоколебимое внутреннее согласие с самим собою, — и критерий истины обеспечен. Но там, где знают, что критерий правильности нашего пути дается лишь проверкой на практике, самообеспечение мысли внутри себя и холодное согласие с самим собою теряют свое обаяние. И тогда с большим интересом отмечаем мы такие практически важные факты, что пережитые и переживаемые нами эмоции помогали и помогают точно запомнить и запечатлеть до деталей среду, в которой протекала в то время жизнь. В порядке самонаблюдения мы замечаем, что пройденная жизнь вспоминается нам по этапам от одного более яркого пятна до другого, причем эти более ярко закрепившиеся в нашей памяти пятна связаны с радостями, горестями, приподнятыми интересами, успехами и несчастиями прошлого. Физиологически это значит, что наиболее детально, отчетливо и прочно отпечатлено и закрепилось в наших центрах в особенности то, что пережито с эмоциями радости, го́ря, интереса, гнева и т. п. А это все те моменты, которые были связаны с работою инкретов и с их влиянием на лабильность нервных приборов. Итак, в периоды повышенной лабильности нервные элементы не только реагируют более быстро и способны воспроизводить приходящие к ним ритмы раздражения более точно, но они и отражают при этом содержание текущей среды более адекватно и воспроизводят запечатленные следы отраженных в прошлом деталей среды более прочно.

Что касается собственно педагогического дела, то практически важно следующее: весело и с живым интересом воспринимаемый урок дает запомнить очень прочно и подчас до замечательных деталей на всю жизнь те факты и мысли, которые составляли его содержание. Скучно и тускло протекающий урок обыкновенно запоминается очень отвлеченно и не вспоминается потом в отдельности. Лишь очень большой и не чрезвычайно разумный педантизм мог бы требовать изгнания эмоций и их влияния из педагогического процесса, из научного искания, из боевой операции, в то время как они в умелых руках оказывают практическую помощь во всех этих делах.

IV

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

ПИСЬМО Н. Е. ВВЕДЕНСКОМУ [1]

Дорогой и многоуважаемый Николай Евгеньевич,

позвольте мне приветствовать Вас от лица Ваших непосредственных учеников.

Для многих из нас, как для меня лично, всякий этап Вашей жизни чувствуется как этап и в нашем собственном существовании. Невольно оглядываешься и переоцениваешь пройденное вместе! С Вами пережиты наши лучшие годы, лучшие ожидания от жизни, быть может лучшие, самые чистые искания научной истины, затеплившиеся когда-то в молодые годы и поддержанные, ободренные Вами. Вы дали точку опоры и подкрепили в тех исканиях и в любви к науке, с которыми мы пришли к Вам. Около Вас оплодотворилась наша мысль. Ваши ма́стерские и неутомимые исследования вдохновляли нас. Ваши руководящие представления о судьбе возбуждения в тканях служат и будут служить и для нас проводниками, «следопытами» в тайниках нервной деятельности, как они служили для Вас!

Спасибо Вам, наш дорогой наставник, и дай бог Вам работать еще и еще для русской и всемирной науки!

Нас, Ваших учеников, огорчает подчас, что в нашем русском обществе Ваша ученая деятельность известна и оценена слишком мало, в то время как воскуряется обильный фимиам пред сомнительными кумирами. Но нам может служить утешением, правда несколько грустным, что не с нас это началось, не нами, должно быть, и кончится, что Лобачевские были у нас в свое время просмотрены, а для широкой публики мало ведомы и до сих пор.

Ваша мысль и искания касались все время самых тонких и общих, я бы сказал — самых возвышенных, вопросов теории возбуждения и тор-

[1] Речь А. А. Ухтомского на юбилейном заседании в честь 70-летия Н. Е. Введенского в Петроградском университете. — Труды науч. конф., посвящ. Н. Е. Введенскому (21—24 окт. 1957 г.). Вологда, 1960, с. 20—22. — *Прим. сост.*

можения в тканевых элементах. Ваши результаты и обобщения будут доступны оценке большой публики лишь тогда, когда раскроются широкие применения Ваших идей к конкретным задачам и интересам физиологии. Это дело будущего. До известной степени это обязанность нас, Ваших учеников.

Нас радует, может быть более еще, чем Вас, то обстоятельство, что наши ближайшие дорогие соседи и коллеги из лаборатории И. П. Павлова все более вникают в Ваши идеи по мере того, как текущие задачи побуждают их проникать в интимную природу нервного торможения!

Из наших прошлых бесед, которыми Вы дарили меня, мне вспоминается, как неоднократно и с особенной любовью Вы останавливались на Фарадее как своеобразном умственном типе с проникновенным воображением, с конкретно-образным мышлением в самых абстрактных проблемах, оказавшимися столь пророчественными и плодотворными! Думается мне, что недаром Ваша мысль останавливалась в особенности на этом знаменитом англичанине! Вам чувствовалось сродство Вашего духовного склада с ним!

Вы так же, как он, всегда далеки были от скороспелого навязывания фактам отвлеченных формул, хотя бы очень заманчивых и внушающих суеверное благоговение в постороннем наблюдателе. Как он, Вы искали руководящих обобщений в самой живой действительности. И, что всего замечательнее, как Фарадей, со счастливой проницательностью Вы схватились за блеснувший Вам некогда образ того, что производит и что претерпевает со своей стороны волна возбуждения при проведении через тканевые элементы; и образ этот осветил для Вас с тех пор дальнейший Ваш путь и искания.

Феликс Клейн прекрасно говорил о значении в науке наглядной интуиции, того, что можно назвать рациональным воображением.

Когда-то, должно быть еще во времена Ваших телефонических исследований под вдохновляющим крылом Дюбуа-Реймона и Гельмгольца, пред Вашим научным воображением блеснул этот образ, — как ритмические возбуждения должны выражаться в физиологических элементах различной функциональной подвижности, как они изменяются в последних, как может развиваться стойкое и неколеблющееся возбуждение там, где функциональная подвижность ткани понижена. Этот образ — живой и конкретный, точно в самом деле видишь его перед глазами, — оказался пророчественным в целом ряде применений, начиная с концевой пластинки двигательного нерва, переходя к местно наркотизированному нерву, и для ряда центральных реакций.

Образ, из которого исходил Фарадей, заставил поверить в себя широкие круги ученых много лет спустя и с течением времени оказывал себя все плодотворнее. Позвольте нам высказать надежду и уверенность, что и тот образ, который освещал Вам Ваши научные искания, имеет прекрасное будущее.

НИКОЛАЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ ВВЕДЕНСКИЙ И ЕГО НАУЧНОЕ ДЕЛО[1]

(Некролог)

16 (3) сентября 1922 г. на своей родине, в селе Кочкове Вологодской губернии, скончался известный русский ученый, заслуженный профессор физиологии в Петроградском университете Николай Евгеньевич Введенский. Всего лишь весною этого года петроградские физиологи праздновали семидесятилетний юбилей покойного, а летом редакция Русского физиологического журнала посвятила его имени очередную книгу журнала (т. 5, вып. 1, 2 и 3).

Н. Е. Введенский родился 16 апреля 1852 г. в семье сельского священника, память которого высоко чтится местными крестьянами доселе. После окончания общеобразовательных классов Вологодской духовной семинарии Н. Е. поступил в 1872 г. на физико-математический факультет Петербургского университета. Осенью 1874 г. он был арестован по известному политическому процессу 193-х и более трех лет провел в заключении. Оправданный по суду, Н. Е. в 1878 г. снова поступил в Петербургский университет и начал работать в лаборатории профессора И. М. Сеченова. По окончании курса в университете он определяется на должность консерватора зоотомического кабинета в университете, продолжая еще в течение пяти лет состоять «под негласным надзором» политической полиции. Летние месяцы 1881, 1882, 1884 и 1877 гг. были использованы Н. Е. для заграничных поездок на личные средства, которые он успевал зарабатывать зимою. Он работал у Гейденгайна, Дюбуа-Реймона, Кронекера, Гоппе-Зейлера и Боумана. Кроме того, в 1887 г. им совершена образовательная поездка для ознакомления с лабораториями Австрии и Швейцарии.

С 1881 г. Н. Е. назначается лаборантом физиологической лаборатории Петербургского университета. В 1883 г. он начинает чтение лекций на Высших женских курсах, а в 1884 г., по защите магистерской диссертации, приступает к чтению курса в Петербургском университете в качестве приват-доцента. В 1887 г. получает степень доктора. По оставлении кафедры И. М. Сеченовым в 1889 г. Н. Е. был избран его заместителем в звании экстраординарного профессора. С 1895 г. он — ординарный профессор. Впоследствии, помимо университета и Высших женских курсов, Н. Е. читал физиологию в Психоневрологическом институте.

Принимая живое участие в конгрессах физиологов и медиков за границей, Н. Е. был представителем русской физиологической науки последовательно на съездах в Льеже, в Берне, в Кембридже, в Париже, в Турине, в Будапеште и в Вене. Н. Е. был избран почетным президентом одной из секций Парижского конгресса медицины 1900 г., а затем представителем от России в Бюро по организации международных съездов физиологов.

[1] Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 5—20; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 11—19. — *Прим. сост.*

В России Н. Е. состоял членом Совета Петербургского общества естествоиспытателей, членом Общества психиатров, председателем биологического отделения Русского общества охранения народного здравия, членом-корреспондентом Российской Академии наук. Н. Е. принимал самое живое участие в организации школьного и благотворительного дела у себя на родине и в Петербурге. Мы видим его организатором общества вспомоществования бедным Кочковского прихода Вологодской губернии, деятельным членом общества вспомоществования учащимся г. Тотьмы, участником ряда благотворительных организаций в Петербурге. Скромный, иногда несколько суховатый и замкнутый в личной жизни, Н. Е. сохранял большую душевную теплоту и отзывчивость. Об этом знали все, более близко с ним соприкасавшиеся. Н. Е. не имел своей семьи, жил одиноко, но трогательно любил семьи своего отца, брата и сестры. Скончался Н. Е. в старом родительском доме, куда поехал ухаживать за одиноким паралычным братом, будучи сам слаб и болен.

Жизнь Н. Е. была отдана целиком научной работе, и совершать по нем поминки — значит вспоминать о его научной работе. «Эйлер перестал вычислять. Эйлер умер», — говорили о знаменитом математике. Вот так же можем мы сейчас сказать: «Введенский перестал работать в лаборатории. Введенский умер».

В одну из последних бесед со мною, через несколько дней после 70-летнего его юбилея, больной, но несколько приободрившийся Н. Е. вспоминал свою пронесшуюся деятельность и со сложным чувством не то удовлетворения, не то затаенной грусти сказал: «Ведь вся моя жизнь прошла, можно сказать, в обществе нервно-мышечного препарата». Мне вспомнилось тогда трагическое слово Э. Дюбуа-Реймона: «...в течение пятидесяти лет моя жизнь была поглощена созерцанием магнитной стрелки».

Слово Н. Е. не было преувеличением. Он был типическим представителем той старой и славной плеяды физиологов, которая отдавала все силы на изучение этого маленького кусочка жизни — нервно-мышечного препарата — в той уверенности, что изучить до конца механизм жизни этого кусочка значит найти принципиальные пути для проникновения в наиболее сложные загадки процесса возбуждения.

Что же видел Н. Е. в этом долгом общении один на один с нервно-мышечным препаратом лягушки?

Надо признать, что, обозревая работы Н. Е., испытываешь редкое удовольствие, чувствуя единство общего замысла, стройную неуклонность мысли в его выполнении и прекрасную последовательность в его логическом и экспериментальном развитии.

После первых работ, которые были, так сказать, пробою пера Н. Е., — о влиянии света на рефлекторную возбудимость и о дыхании, уже в 1883 г. Н. Е. входит в главное русло своих работ, посвященных нервно-мышечному аппарату.

Нервно-мышечный аппарат состоит из трех различных тканевых элементов: нервного ствола, мышцы и двигательных нервных окончаний между ними. Каждый из этих элементов имеет свои особые физиологические свойства.

Еще в 1792 г. знаменитый Вольта высказал догадку, что обыкновенное, сплошное и длительное сокращение работающей мышцы может быть результатом суммирования отдельных коротких приступов возбуждения. Англичанин Волланстон в 1810 г. обратил внимание на так называемый «мышечный тон», т. е. звук, издаваемый деятельною мышцею, и предположил, что в основе естественного длительного возбуждения мышцы лежит ритмика отдельных одиночных возбуждений 14—36 в секунду. В 1864 г. Гельмгольц определял эту ритмику в 18—20 в секунду. Это так при естественном возбуждении с нервных центров. Но как обстоит дело, если нервно-мышечный препарат получает в искусственных условиях очень частые ритмы?

Большим открытием было, когда в 1881 г. Бернштейн и Шёнлейн показали, что обыкновенный телефон достаточной чувствительности способен уловить ритмику возбуждений в мышце. Но этим авторам не удалось уловить подобной ритмики при возбуждении нерва.

В 1883 г. Н. Е. Введенский опубликовал основную работу: «Телефонические исследования возбужденных нервов», которая, можно сказать, и определила всю его дальнейшую научную карьеру. Работая в лаборатории Дюбуа-Реймона, Н. Е. впервые обнаружил, что телефон Сименса и Гальске улавливает и нервное возбуждение как процесс ритмический. С любовью вспоминал Н. Е., как в лабораторию Дюбуа приходил однажды вечером Гельмгольц нарочно, чтобы познакомиться с открытием молодого Введенского. Открытие было огромного значения. Телефон улавливал те «токи действия» в тканях, которые соответствуют отдельным приступам возбуждения в них. Отдельные приступы возбуждений, очень короткие, могут следовать с высокими ритмами. Тогдашние гальванометры были слишком инертны, для того чтобы улавливать краткие токи, следующие с высокими ритмами. Телефон оказался чрезвычайно чувствительным и вместе настолько подвижным реоскопом, что при его помощи стало возможно улавливать самые высокие ритмы «токов действия» в возбуждающихся тканях. *Встал на очередь вопрос об отношении ритмики возбуждения к ритмике раздражения.*

Подвергая ритмическим раздражениям то мышцу, кураризованную или нормальную, то нерв и отводя к телефону то участки возбуждающейся мышцы, то нерва, Н. Е. Введенский обнаружил, что входящие в состав нервно-мышечного аппарата ткани воспроизводят ритм раздражения с различною податливостью, т. е. им присуща *различная функциональная подвижность*. Нервное волокно способно воспроизводить в секунду еще до 500 отдельных периодов возбуждения, соответственно 500 периодам раздражения в секунду, и притом удерживает эту способность к высоким ритмам очень прочно в течение многих часов, не транс-

формируя этих ритмов. Мышца сама по себе имеет предельный ритм около 200—250 в секунду, но и их воспроизводит чисто лишь в первые моменты раздражения, а затем быстро переходит к более низким, трансформированным ритмам; иными словами, высокий ритм около 200—250 в секунду быстро изменяет функциональную дееспособность мышцы — утомляет ее, делает ее еще менее лабильной. Замечательно, что если мышца будет теперь получать раздражения не непосредственно, а через нерв, то предельным ритмом, доступным ей, окажется теперь всего 150—100 в секунду, и более высокие ритмы будут быстро вызывать в мышце трансформирования и рокоты низкого ритма. Значит, мышца, получая импульсы через посредство двигательного нервного окончания, обнаруживает функциональные изменения и утомление еще скорее. Это значит, что прежде, чем добраться до мышцы, импульсы принуждены пробиться через двигательные нервные окончания, а эти последние по своей лабильности оказываются еще ниже мышцы, и вследствие этого мышца всегда хорошо защищена от эксплуатации слишком частыми импульсами с нерва.

Эти телефонические данные сразу обнаружили целый ряд очень важных обстоятельств.

Перечислим их.

Прежде всего нерв удивительно стойко, многими часами, удерживает свою способность воспроизводить высокие ритмы возбуждения. Что же это значит? Надо думать, что он, как чисто служебный орган нервной системы, как своего рода телеграфный провод, может работать с огромной неутомимостью.

В 1884 г. появилась работа Н. Е. «Как быстро утомляется нерв?». Телефоническая картина понятна и убедительна не для всякого. Для непосвященных надо добиться наглядного и осязательного доказательства неутомимости нерва. Введенский остроумно усовершенствует методику блокирования нерва постоянным током по Бернштейну, дает метод минимальных поляризаций и осязательно дает видеть, что нерв не утомляется еще в течение 9 часов непрерывного раздражения. Тогда же, в 1884 г., он намечает новые методы для доказательства неутомляемости нерва — кураризирование и охлаждение.

Несколько лет спустя метод кураризирования применен американцем Боудичем на мякотном нерве теплокровного, а метод охлаждения применен англичанами Галлибертоном и Броди на безмякотном нерве теплокровного же. Эти авторы и целый ряд других подтвердили парадоксальный факт неутомляемости нерва. Надо вспомнить, что со времен Гельмгольца никакие поиски не могли обнаружить никаких теплообразований при деятельности нерва. Хилл еще в 1912 г., имея возможность уловить термобатареей $1° \cdot 10^{-6}$ C и менее, не мог заметить теплообразования от возбуждения нерва. Если разрушение вещества в нерве при его работе так ничтожно, то уже и не так удивительна его неутомимость. На теоретические возражения Введенский ответил в 1885 г. требованием пере-

смотреть самое понятие «утомления» в его точном физиологическом значении.

Далее оказалось, что знаменитый закон «суперпозиции возбуждений», по Гельмгольцу, имеет для мышцы и для двигательных окончаний нерва очень ограниченное значение, так как с переходом к более частым импульсам отдельные волны возбуждения не только не накладываются более друг на друга, но вскоре ведут к трансформированию ритмов вследствие поглощения и уничтожения отдельных волн.

Лабильность ткани подавляется не только слишком частыми, но и слишком сильными раздражениями. Чем менее лабильна та или иная ткань, тем менее высокие ритмы оказываются для нее предельными и тем легче в ней наступают, от частых и сильных радражений, явления угнетения, когда она будет проводить их все более редкими, задерживать, совершенно не пропускать далее. В нервно-мышечном аппарате ниже всего на шкале лабильности стоят концевые пластинки нерва. Именно в них скорее всего сказываются *угнетающие влияния слишком частых и слишком сильных раздражений.*

В какой наглядной картине должно выразиться на деятельной мышце такое отношение между частотой и силой раздражения, с одной стороны, и величиною суммарного возбуждения — с другой? Надо думать, что лишь при тех умеренных ритмах и силах раздражения, когда ритмика импульсов хорошо воспроизводится в ритмике возбуждения, общая работа мышцы удовлетворительна. Когда же слишком частое и слишком сильное раздражение ведет к трансформации и к угнетению подвижности ткани, и рабочий эффект в мышце должен быть уменьшенным. Докторская диссертация Н. Е. «О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе» (1886) подробно описывает и исследует явления *оптимума и пессимума тетанического раздражения на нервно-мышечном аппарате.* Кураризованная мышца этих явлений не дает: они получаются лишь при проведении с нерва через двигательные нервные окончания. Пессимум не есть истощение сократительных сил мышцы. *Эго процесс задержки в двигательном нервном окончании. Здесь все аналогично явлениям в сердце при торможении с блуждающего нерва.* Все дело в угнетении малолабильного концевого аппарата у нерва.

Впервые намечается перспектива нового, теоретического освещения процесса торможения. Это не истощение (Шифф) и не интерференция волн возбуждения (Цион); также это не какой-нибудь таинственный «анаболический процесс», допускаемый из натурфилософских соображений (Геринг, Гаскелл, Ферворн). Это обыкновенный диссимиляторный процесс работы и деятельного возбуждения в ткани, сопровождаемый тратою вещества; только возбуждение это произошло путем суммирования слишком частых для данной ткани волн возбуждения, поэтому оно утратило колеблющийся характер и более не может сообщить импульсов соседним и последующим тканям.

Таким образом, торможение начинает рассматриваться как частный случай возбуждений, *только возбуждение это своеобразное — стойкое и неколеблющееся.* В силу отсутствия колебаний в этом местном возбуждении (скажем, в двигательном окончании нерва или в концевом аппарате вагуса в сердце) возбуждение более не может передаться от этих окончаний к мышце.

Работы самого Н. Е. и его лаборатории за десятилетие 1887—1898 гг. посвящены детальному доказательству того, что один и тот же раздражитель в одной и той же ткани может иметь и возбуждающее и угнетающее влияние в зависимости, с одной стороны, от силы и частоты раздражения, а с другой — от лабильности действующей ткани. *Чем больше сила и частота раздражения и чем ниже лабильность ткани, тем легче наступают явления суммирования и угнетения в ней.* Вместе с тем делаются первые попытки перенести исследования с нервно-мышечного препарата на нервные центры. Ищутся доказательства в пользу того, что и центры трансформируют ритмы раздражения («Du rythme musculaire dans la contraction normale», 1891; «Du rythme musculaire dans la contraction produite par l'irritation corticale», 1891).

Experimentum crucis для Н. Е. была попытка вызвать на самом нерве явления задержки и угнетения *при искусственном понижении лабильности в его отдельном участке.* Тогда местные свойства в измененном нервном участке сближались бы со свойствами концевых пластинок. Не получились ли бы тогда в самом нерве явления, напоминающие свойства концевых пластинок? В 1900 г. появляется большая работа «Die fundamentale Eigenschaften des Nerven unter Einwirkung einiger Gifte», подтверждающая это предположение. Целый ряд разных ядов, а также химических и физических деятелей, вызывает в местном участке нерва понижение лабильности, угнетение и задержку приходящих волн возбуждения. При этом сильные и частые импульсы ускоряют в измененном участке наступление угнетения и уже не проводятся через него, тогда как слабые и редкие импульсы еще могут пройти через него и передать возбуждение последующим тканевым элементам (явления «*парадоксальной проводимости*»).

Яды и наркотики — это те же возбудители нерва, только слишком сильно действующие и оттого дающие уже не положительное возбуждение, а местное угнетение и задержку. *Намечается широкое и заманчивое обобщение торможения и наркоза как частных случаев возбуждения.* Н. Е. готовится выступить перед Европой с широкой обоснованной теорией интимных процессов в возбудимых элементах. В 1901 г. он в виде предварительного и пробного шага выпускает по-русски свое известное сочинение «Возбуждение, торможение и наркоз», где последовательно развивает *теорию парабиоза.* Затем он готовится к немецкому изданию этого сочинения. С волнением и глубоким интересом ждал он появления его идей в раскрытой форме перед европейскими физиологами. «Это труд и оправдание всей моей жизни», — писал он Пфлюгеру в 1903 г., прося

его поместить сочинение в его «Архиве», а затем выпустить его отдельной книгой. «Как-то понравится все это нынешней молодежи?» — говорил, улыбаясь, Н. Е. В 1903 г. появилось немецкое издание «Erregung, Hemmung und Narkose», доведенное до подлинного изящества законченностью своей экспериментальной и логической аргументации. Однако европейский мир не оказал той живости впечатлений от сочинения, которой ожидал Н. Е. Сразу откликнулись лишь из Бонна Пфлюгер, да из Парижа Дастр, характеризовавший книгу Введенского как «mémoire classique». Для того чтобы вникнуть в идеи Введенского, чтобы оценить их, чтобы понять открывающиеся из них перспективы, нужны были годы. Годы эти идут, и на наших глазах в курс идей Введенского входят все новые и новые физиологи Европы.

Прежде всего новейший метод регистрации электрической деятельности тканей — метод струнного гальванометра Эйнтховена — подтвердил почти до деталей все, что было открыто Введенским методом телефона. То, что с 1883 г. открыто для уха телефоном, стало ныне очевидным для глаза на фотограммах с колеблющейся струны новейшего гальванометра. Отчего телефон в качестве индикатора физиологического возбуждения оказался менее популярным, чем струнный гальванометр или даже чем капиллярный электрометр — прибор гораздо менее удовлетворительный для физиологических исследований? Это интересный вопрос для психолога. Обычные, не нарочито музыкальные люди разбираются более объективно и отчетливо, а потому и более охотно в оптических впечатлениях, чем в акустических.

В 1906 г. Н. Е. делает решительную попытку перенести свои взгляды в область физиологии нервных центров. Ряд фактов побуждает думать, что в лице нервного центра возбуждение встречает аппарат весьма малой функциональной подвижности, еще меньшей подвижности, чем окончания двигательного нерва. Он непрестанно трансформирует приходящие к нему частые ритмы раздражения в собственный, сравнительно очень низкий ритм, оказывающийся в эфферентном нерве в 15—45 в секунду. Переходы от возбуждения к торможению должны быть здесь особенно удобны, и особенно под влиянием наркотизирующих средств. На первый раз Н. Е. исходит из старинного предположения, что стрихнин облегчает прежде всего иррадиации возбуждений в центрах, так что возбуждение в отравленных центрах делается всеобщим и однообразным. Введенский думает облегчить себе исследование центральных переходов от возбуждения к торможению именно общим стрихнинным отравлением. В работе «Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении» (1906) Н. Е. пытается установить, что условия, переводящие возбуждение в торможение центров, по существу те же самые, что и в периферических органах. И с этой точки зрения применительно к периферическим торможениям намечается последовательность стадий стрихнинного отравления в центрах.

Однако явления в центрах скоро оказываются слишком сложными, для того чтобы на них можно было так легко перенести точку зрения, выработанную для периферических приборов. Воззрения Н. Е. на центральные отношения в 1906 г. слишком упрощены в угоду теории парабиоза. Бросается в глаза крайний схематизм. Разница в действии чувствующих нервов на центры определяется будто бы лишь толщиною нерва, т. е. количеством действующих одновременно волокон. Корроборация (взаимное подкрепление) возбуждений получается всегда от двух слабых раздражений, а торможение всегда от двух сильных. Возбуждение и торможение эффектов относятся почему-то исключительно в двигательные нейроны центральной нервной системы. Основательно доказываются пока два факта: что один и тот же нерв при разных условиях раздражения может стать для центров и возбуждающим и тормозящим, а затем что стрихнин вызывает в центрах наряду с возбуждениями также и торможения.

Чтобы оценить положение процессов торможения в центральной нервной системе, необходимо помнить, что самые обыденные *координации* наших мышечных реакций опираются на одновременные возбуждения одних центров и торможения других, рядом лежащих центров. Чтобы произвести простое сгибание пальца или локтя, нужно центральное возбуждение (сокращение) для одних мышц сочленения и одновременное центральное же торможение (расслабление) для других мышц того же сочленения. В 1908 г., в совместной работе со мною, Н. Е. пробует подчинить эти *координирующие торможения в центрах* своему правилу, т. е. усмотреть в них частные случаи парабиоза. Однако, помимо большого интереса новых наблюдений над иннервацией антагонистов, в теоретической своей части эта работа не может считаться успешной.

В моей диссертации 1911 г., поданной Н. Е., я привел достаточно данных, показывающих, что мы не можем ставить характер получающегося центрального эффекта в простую зависимость от силы раздражения чувствующего нерва, или центра, так как между раздражаемым нервом и реагирующим аппаратом всегда почти вмешиваются сложные межцентральные влияния. Неизбежно принимать в расчет межцентральные источники возбуждения. А тогда дело так осложняется, что простые количественные отношения между раздражением и эффектом совершенно уходят из наблюдения. Кроме того, есть общие соображения, побуждающие думать, что координирующие торможения могут протекать независимо от парабиоза. Когда животное предается усиленному глотанию пищи, его локомоторный аппарат находится в торможении. Значит ли это, что на аппарат локомоции приходится теперь более усиленное или учащенное раздражение, чем в том случае, когда он стимулируется к нормальной работе? Какая невероятная трата энергии должна была бы происходить на простое исключение того, что сейчас не нужно, тогда как уже умеренных и редких раздражений достаточно для положительной работы того центра, который сейчас нужен. Рядом с торможениями пара-

биотической природы (например, при центральном шоке, при испуге, при перераздражении) в центрах, наверное, возможны и весьма распространены торможения более экономической природы, требующие малых энергий раздражения для своего протекания. В период выработки торможений вновь, когда мы с нарочитым трудом исключаем ненужные движения, учась писать, играть на скрипке, ездить на велосипеде, — весьма вероятно — новые торможения достигаются усиленными и учащенными импульсами. Но координирующие торможения привычных, обыденных, отчетливо выработанных иннерваций, наверное, имеют возможность осуществляться без особливых затрат энергии, экономически.

В упомянутой работе 1911 г. я описал оригинальное явление: центры глотания или дефекации, возбужденные адекватными стимулами, могут существенно изменять реакции кортикальных центров так называемой двигательной зоны в том смысле, что волны возбуждения из последних не вызывают теперь нормальной работы конечностей, а лишь усиливают текущее возбуждение глотания и дефекации. В 1912 г. Н. Е. Введенский ищет вызвать аналогичные отношения в спинном мозгу лягушки длительным раздражением так называемого чувствующего нерва слабыми токами. В то время как я рассматриваю эти отношения как нормальные межцентральные зависимости, Н. Е. склонен был видеть в них нечто патологическое и пожелал назвать описанное состояние центров словом *истериозис*.

В 1903 г. Н. Е. находит более простой объект для исследования парабиоза в нервных клетках, в нервных элементах сердца. Он исследует эффекты от одновременного раздражения обоих блуждающих нервов на сердце, сближая концевые аппараты этих нервов в сердце, с одной стороны, с нервными центрами, с другой — с концевыми пластинками двигательных нервов. Обнаруживаются корроборации как для тормозящего (при более сильных раздражениях), так и для возбуждающего (при более слабых раздражениях) действия vagorum. По мере умирания препарата торможения в нем ослабевают и сменяются положительными эффектами. Все это, в самом деле, сближает зависимости в концевых приборах vagorum с зависимостями в концевой пластинке двигательного нерва.

В 1914 г. Н. Я. Перна описал мимоходом интересное явление. При поляризации нерва постоянным током, вдали от интраполярного участка, устанавливаются по длине нерва устойчивые функциональные изменения, как бы стоячие волны пониженной и повышенной возбудимости. Перна не оценил этого оригинального явления и счел его потом даже методическою ошибкою в опыте. Н. Е. Введенский, напротив, оценил это явление как весьма важный факт иннервации и с 1916 г. сел за его детальное исследование. В его руках здесь открылось чрезвычайно важное дополнение к знаменитому полярному закону Пфлюгера, чреватое без сомнения важными перспективами в физиологии нервного проведения. Н. Е. усвоил этим явлениям имя *периэлектротона* и придавал им гро-

мадное значение. Материалы и общие результаты этих последних исследований нашего ученого еще ждут своей очереди для опубликования в изданиях Академии наук.

Как видно, работы Н. Е. в громадном своем большинстве оказываются рядом тем, развивающихся все одним последовательным руслом. В области периферических иннерваций он строго и изящно обосновал учение о ритмических процессах возбуждения в нерве и его двигательных окончаниях, учение о неутомляемости нерва, закон относительной лабильности тканевых элементов, оптимум и пессимум силы и частоты раздражения, теорию торможения как парабиоза — стойкого и неколеблющегося состояния возбуждения. Затем сделана попытка перенести руководящие точки зрения в область нервных центров, и здесь намечены далекие перспективы для новых изысканий. Особняком от общего русла стоят юношеские работы: о влиянии света на рефлекторную возбудимость (1879), о дыхании лягушки (1881); затем сделанная в 1889 г. у Боумана химическая работа «Об углеводах в мозге», интересные наблюдения «О взаимном отношении между психомоторными центрами» (1896), описание нового индукционного аппарата с выравниванием индукционных ударов (1907) и, наконец, последние работы над периэлектротоном.

Покойный Н. Е. обладал огромной настойчивостью и неутомимостью в преследовании намеченных научных задач. Необходимо признать за ним также большую отвагу мысли. Нужна была большая отвага, чтобы выступить с учением о «неутомляемости нерва» и в ответ на почти всеобщие возражения потребовать пересмотра самого понятия «утомления» в физиологии. Не меньшей отвагой звучит для меня слово в одной беседе со мною, когда дело шло об особенностях проведения в рефлекторном аппарате: «Двигательное нервное окончание, да чем же это не центр?» Большое мужество и самобытность мысли, тонкая критика, строгость и такт — неотъемлемые черты Н. Е.

Для нас, учеников Н. Е., всегда доставляла огорчение чрезвычайно малая известность покойного среди соотечественников. Отчего происходила эта обидная непопулярность его у нашей интеллигенции? Прежде всего он сам не принимал *решительно никаких шагов для популяризации своих идей.* А затем из настоящего моего очерка, я думаю, многие усмотрят, что и при самой общедоступной форме изложения идеи Н. Е. продолжают быть весьма специальными. Живое волнение, отзвук и глубокий конкретный интерес они вызовут скорее всего в душе исследователя — теоретика-физиолога, физика живого вещества, быть может математика-физиолога будущего.

В речи, сказанной мною Н. Е-чу весною этого года, по поводу его 70-летнего юбилея, я сблизил умственный склад покойного и характер его мышления с фарадеевским. Потом мне кое-кто высказывал возражения. Но я повторяю и сейчас это сближение. Н. Е., как Фарадею, характерно [то, что ему] чуждо абстрактное математическое мышление. Как Фарадей, он предпочитает мыслить конкретными образами, картинами,

и, как у Фарадея, его образы оказываются пророчественными. Однажды блеснувший перед его умственным взором счастливый образ бегущих по ткани ритмических волн возбуждения, которые, попав в более инертные области, сливаются, трансформируют свой ритм, с тем чтобы уже более редкими ритмами перейти в дальнейшие участки тканей, — подчинение всего этого принципу относительной лабильности проводящих элементов; заторможение всякого проведения там, где суммирование волн доходит до сплошного, неколеблющегося возбуждения: вот этот первоначальный образ, осветивший некогда нашему ученому его научную дорогу и предуказавший ему новые факты. В общественном признании Фарадея есть два соотносительных факта — это его собственные заслуги и способность общества воспризнать его заслуги. Будем надеяться, что и здесь будет сходство в судьбе Н. Е. с фарадеевской. Я со своей стороны не сомневаюсь, что имя Н. Е. Введенского будет все популярнее, по мере того как его ученики и продолжатели покажут на наглядных открытиях плодотворность перспектив, которые он дал науке.

ВЕЛИКИЙ ФИЗИОЛОГ [1]

(Памяти И. П. Павлова)

В два часа ночи на 27 февраля 1936 г. на 87-году жизни скончался Иван Петрович Павлов, великий физиолог Советского Союза и мировой науки. Всего 8 месяцев тому назад XV Международный конгресс физиологов поднес ему звание princeps phisiologorum mundi.

Для того чтобы такое признание мирового старейшинства за нашим ученым вообще могло состояться, он должен был быть в самом деле богатырем в науке, так как ему надо было преодолеть и традиционное высокомерие западных ученых по отношению к русским и нарочитое предубеждение против СССР. В чествовании Ивана Петровича участвовали одинаково горячо и англичане, и французы, и немцы, и итальянцы, и японцы, и американцы.

Еще недавно приходилось слушать, что у себя на родине русские работники не могут будто бы стать действительно мировыми учеными. На погребении Софии Ковалевской говорилось, что она стала тем, чем была, благодаря тому, что имела счастье сравнительно рано уехать со своей родины. Павлов наглядным образом разрушил этот предрассудок. В 1924 г. Иван Петрович высказал, что одним из важнейших двигателей его работы было желание послужить доброй славе русского народа. Это желание маститого ученого исполнилось: работы Павлова в самом деле

[1] Природа, 1936, № 3, с. 10—14; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 162—168. — *Прим. сост.*

послужили доброй славе и не одного русского народа, но всего братского союза народов, который начал собираться у нас.

Имя Ивана Петровича Павлова пользовалось несравненно большей популярностью в широких кругах Западной Европы и мира, чем имена крупнейших наших ученых прежнего времени, скажем — Ломоносова, Лобачевского или Менделеева.

У нас в Ленинградском университете, в старых стенах его актового зала, известие о кончине Павлова собрало одну из таких сходок, которые памятны нам здесь по наиболее волнующим моментам 1905, 1910, 1917 гг. Дело и имя покойного вывело физиологию далеко из ее прежних пределов более или менее специальной медицинской или зоологической дисциплины. Если ее задачи и новости горячо волнуют в наши дни и теоретика знания, и математика, и физика, и психолога, и социолога, то в этом чрезвычайная роль принадлежит, конечно, Павлову и его открытиям.

Наш университет имел еще и особое основание горячо отозваться на кончину своего почетного члена и великого ученого потому, что Иван Петрович начал свое физиологическое воспитание и исследовательскую деятельность в его стенах. Это было еще в досеченовский период физиологической кафедры у нас. В 1873—1874 гг. при тогдашней кафедре анатомии человека и физиологии животных под руководством профессора Циона была выполнена и затем награждена золотой медалью совместная работа двух студентов И. Павлова и М. Афанасьева под заглавием «О нервах, заведующих работою в поджелудочной железе». Это была первая экспериментальная работа И. П. Павлова, положившая начало знаменитой серии его работ над деятельностью пищеварительных желез. По окончании нашего университета И. П. перешел в Военно-медицинскую академию вслед за своим учителем Ционом, получившим там кафедру. Здесь вскоре стали развертываться его работы по кровообращению и по пищеварительной секреции. Работы по иннервации пищеварительных желез стяжали И. П. уже всемирную известность и Нобелевскую премию в 1904 г. С 1902 г. начинается новая и главная серия работ Павлова над кортикальными рефлексами. Перспективы и предвидения И. М. Сеченова относительно рефлексов головного мозга и их роли в поведении человека и животных превратились здесь в новую экспериментальную дисциплину, привлекшую к себе небывалую по числу участников школу исследователей по «условным рефлексам», стоящую в центре внимания современных физиологов и психологов всех стран. И. П. сумел увидеть в ближайшей к нам вседневной действительности незамеченный и неоцененный до сих пор класс физиологических явлений, которым принадлежит определяющее значение для нашего поведения. Можно сказать, что отвлеченно отмеченные британскими психологами факты «ассоциации идей» Павлов впервые увидел с совершенной наглядностью в их физиологическом действии. Механизмы ассоциации, до сих пор лишь нащупанные поэтами, философами и психологами, взяты в руки физиологом во всей их слепоте

и стихийности, в их явочном и вместе роковым значении. С этого момента приоткрывается дорога к экспериментальному управлению ими, а через них и поведением.

Работы по кровообращению, по пищеварительным иннервациям и по условным рефлексам — это три основные линии работ Павлова. Они пронизывают так или иначе весь состав нашей науки. И этим достаточно объясняется то обстоятельство, что исследовательская мысль Павлова проникала во все отделы физиологического искания, во всех частях физиологии мы встречаем его имя. Нет такой главы в физиологии, где бы не был оставлен более или менее прочный памятный след работы И. П. Павлова.

Движение, вызванное в науке поисками и открытиями И. П. Павлова, огромно. Мне не раз еще при жизни его приходилось высказываться, что действительная оценка значения его и его работ — дело будущей истории. Должным образом сможет оценить его лишь будущая наука. Это значит, что лишь по мере того, как начатки и завязи новых исканий, заложенных в науке Павловым, найдут себе принадлежащее им место в развертывании будущей человеческой мысли и знаний, откроется и возможность указать их подлинную роль в истории науки.

Подлинное взвешивание и оценка того, где Павлов был безусловно прав и где он мог заблуждаться, придут после нас спустя, вероятно, достаточное время, после того как мы, его современники, со своей стороны успеем проделать свой жизненный путь. Мы сделаем поэтому лучше, если не будем пытаться предвосхищать историю и взвешивать объективную значимость дела Ивана Петровича. С достаточным основанием мы можем пока говорить о том, чем он был для нас, своих современников; здесь за нами во всяком случае права и преимущества носителей непосредственных впечатлений, вероятно более или менее близоруких.

Для всех нас кончина Павлова в его возрасте не могла быть неожиданностью; и все-таки почти на каждого из нас она произвела впечатление катастрофы. Ее все ожидали, и все были ею поражены! Это значит, что его лицо, говоря в его терминах, было весьма значительным «условным раздражителем» почти для каждого из нас, при всем том, что мы в этом и не отдавали себе, может быть, полного отчета. Неутомимый искатель новых и неизведанных сторон действительности, подлинный «муж желаний», он не мог не захватывать и не задевать так или иначе тех, с кем соприкасался. В разные моменты жизни и в зависимости от нашей текущей установки лицо И. П. оказывалось для нас то бодрящею вехою на пути наших собственных исканий, руководителем и вождем небывало многолюдной научной школы, то очень упорным и несговорчивым противником, заставлявшим заранее отступать своих собеседников, то необыкновенно простым и доступным всякому из нас прозрачною последовательностью в ходе мысли и экспериментального исследования, то человеком, необычайно легко подпадающим под стороннее влияние, то мощным тормозом на расстоянии в поведении своих учеников, то почти детски беспомощным перед лицом новых исторических заданий в жизни

родного народа. Это был человек одинаково настойчивой и упругой страсти как в научных поисках, так и в предубеждениях, сохранявший эти черты еще и глубоким старцем в окружении молодежи вместе с необыкновенной подвижностью и восприимчивостью мысли, делавшими его до последних дней фактически ведущим и командующим среди его учеников при обсуждении новых лабораторных фактов и текущих экспериментальных перспектив.

Во всяком случае и у друзей, и у противников Павлов пользовался самым искренним, живым уважением и любовью. Дело идет не об отвлеченном головном уважении, о холодном «эстиме», но о подлинно горячем и безраздельно преданном уважении — любви, которое удается людям наблюдать в себе не так часто, как нечасто встречаются в природе и поводы, которые могут внушить такую безраздельную преданность. Мы знаем, что человечество исключительно дорожит в своей среде теми лицами, которые сумели внушить к себе такое уважение, стремится сохранить себе их первоначальный образ и ради этого многое извиняет. Нужно ли говорить о практическом значении этой полуинстинктивной тяги человечества к крупным представителям в своей среде? Это ею сколачиваются и окончательно оформляются великие стихийные движения человечества; ею разрозненные группы номадов собираются в непобедимые армии, потрясающие неодолимыми до того твердынями; и ею же строятся исторические философские и научно-исследовательские школы. Отвлеченно можно задаться вопросом — оттого ли возникает эта инстинктивная тяга людей к определенному лицу, что лицо это в самом деле несет с собою исключительные задатки в историю, или лицо делается крупным впервые оттого, что стихийно создалась к нему тяга многих людей? В действительности здесь, как и всегда, субъективное и объективное идут об руку и соотносительно, непосредственно переходя одно в другое. Люди находят себе учителя по себе и насколько его заслужили; и лицо учителя в значительной мере растет и поднимается силами учеников; но он должен со своей стороны нести и поднимать на своих плечах очень многое, дабы выдержать в течение десятилетий множественную проверку все обновляющегося состава учеников, оставаясь их вдохновителем; И. П. Павлов был руководителем работ и вождем школы в течение пятидесяти лет с возрастающим успехом. Как учитель и вождь молодых поколений физиологов он может быть сопоставлен лишь со своим старым учителем Людвигом.

Русский семинарист конца шестидесятых годов, поступающий на отделение естественных наук, молодой Павлов был представителем того поколения, которое было чем-то вроде итало-французского ренессанса на русской почве. Освобождение человеческого лица, провозглашение доверия к его натуральным побуждениям, реабилитация страсти и инстинкта, как двигателей «здорового легкомыслия» натурального человека, освобожденного от общественных тормозов, — вот эти черты запоздалой у нас эпохи Джордано Бруно и Декарта. Инстинкты и страсти — это движущие

силы поведения, которые становятся часто борцами с холодно рассуждающей мыслью, но без которых сама мысль давно заглохла бы, лишенная импульсов и предмета своего применения. В то же время противопоставленные мысли инстинкты и страсти — это стихия слепая и в то же время принудительная, как «закон природы», действующий явочно и со своим собственным смыслом, как всякий другой натуральный механизм, который мы изучаем в физике и в технике. Таковы установки осознавшего себя ренессанса в знаменитом трактате Декарта «Les passions de l'âme», где впервые поставлена проблема физиологического «рефлекса» и завещано понять организм как «рефлекторную машину». И. П. Павлов принципиально в теории был верен, и хотел быть верен до конца, картезианскому знамени и тогда, когда предавался исключительному по мастерству изучению одного рефлекторного механизма за другим в пищеварительном тракте, и тогда, когда заговорил потом уже явно не картезианскими терминами, например в 1916 г. в докладе о «рефлексе цели», или когда в 1917 г. выступил с речью о «рефлексе свободы». В картезианстве и в исторической среде, в которой оно процветало, были характерные и отчасти противоречивые черты: с одной стороны, индивидуалистический рационализм, рассудительный и придирчивый, часто мелочной, самодовольный и желчный; с другой стороны, романтические порывы вроде знаменитого требования обратить все миропонимание в конечном счете в геометрию, довести науку рано или поздно до состояния «универсальной геометрии». Когда мы, нынешние, читаем об этом у Декарта, мы спрашиваем себя с робостью и благоговением перед великим французом: что это было у него — блестящая шутка гениального ребенка? Или серьезно он мог ставить науке будущего задание постичь поведение зверя, как и движение астрономического тела, в терминах чистой кинематики? Характерным образом романтический порыв в область универсальной геометрии повторяется у И. П. Павлова, когда он представляет физиологию будущего сложною математическою выкладкою, испещренною «величественными интегралами». Нам понятны праздничные мечты, которые может позволить себе творец науки в часы досуга, когда родная стихия мысли перестает быть для него суровым текущим трудом и становится «fröhliche Wissenschaft»![2]

Но И. П. Павлов не был кабинетным ученым. Наука была для него не радостною мечтою, не «fröhliche Wissenschaft», но трудом жизни, который не дает покоя, ставит все новые задачи, открывает новые горные рубежи, через которые надо будет еще переваливать! Классическому картезианству предстоял перевал от установок учителя к Ньютону. Оставаться ли до конца верным обещанной учителем прекрасной теории, которая должна дать, во-первых, безупречную логическую последовательность вполне однородной и чуждой противоречий геометрической интерпретации мира и, во-вторых, радость и счастье, не выходя из кабинета? Или последовать самоотверженной тяге к реальности, какова она есть, с го-

[2] радостная наука (*нем.*).

товностью ради нее отбросить по-ньютоновски излюбленные гипотезы и привычные подпорки? Этот трагический момент перевала от Декарта к Ньютону был, в конце концов, борьбою консервативного цеплянья за излюбленную теорию, с одной стороны, и практической необходимостью овладеть неожиданными, но настойчивыми зависимостями опыта — с другой. То был перевал от чистой геометрии к классической динамике. И. П. Павлову предстоял горный рубеж, несравненно более трудный и опасный, встававший на его пути. Это рубеж от физиологической теории и методологии к зависимостям психологического опыта. Как можно было бы перевалить и войти в эту совсем новую область, не переставая быть физиологом и не обрывая с прежними руководящими ориентировками?

И вот, на перевале через этот рубеж от физиологической теории к психологическим фактам И. П. принужден был двигаться, руководствуясь уже не столько последовательностью формальной логики, сколько гениальной догадкой и прозрением. Оглядываясь на прежнюю теорию и придерживаясь прежних терминов, но улавливая роковым образом новые факты и зависимости, И. П. был принужден внести в дело на свой страх совершенно новые понятия, которые никак не укладываются в картезианские схемы. Если для физиолога декартовского толка рефлекс есть искомый готовый механизм, отправляясь от которого должно найти себе объяснение текущее действие организма, то И. П. Павлов поставил со всей отчетливостью великую новую проблему: как делается рефлекс и рефлекторный механизм из тех действий, которые совершаются в организме еще до него и до того, как установилась рефлекторная дуга. Родилась идея и проблема «временной связи». Вместе с тем Иван Петрович перестал быть прежним человеком ренессанса и картезианства. Он фактически перерос все установки ренессанса и картезианского естествознания.

Прежде всего И. П. фактически и принципиально перешел к *исторической концепции* от тех геометрических и механических схем, на которых хотел стоять до сих пор.

И далее: в абстрактном мире Декарта, в абстрактном мире механики, есть ли и могут ли быть допущены реальные и в то же время «противоречащие» факты? Если бы таковые оказались, не сочли ли бы мы их за указания на недостаток нашей теории или восприятия? Иными словами, мы считаем в абстрактном естествознании за аксиому, что реальные факты не могут быть в принципиальном противоречии между собою, и теория должна уметь во всякое время примирить их мысленно. Между тем с приближением к полноте конкретной действительности, начиная примерно с «физиологии поведения», все более настоятельно дает себя знать то обстоятельство, что противоречащие и несогласуемые факты есть; признать их — это не значит примириться с недостатками абстрактной мысли; для их примирения уже нельзя обойтись никакими фокусами теории. Нужно действие. Бесчисленные новые факты взаимотормозящего и взаимоподкрепляющего действия двух одновременных иннерваций в интересах гармонии целого даны нам Павловым и его школою за последние годы.

Когда мы говорим о физиологии головного мозга, хочется повторить историческую фразу: «двадцать три века смотрят здесь на нас». Двадцать три века прошло с тех пор, как физиологическая мысль попыталась дать отчет в значении этого органа. Не легко прибавить принципиально и методически новую главу в столь древней области человеческого знания!

Физиология условных рефлексов начинает здесь собою вполне новую и оригинальную главу. Нужен был исключительный человек, чтобы положить это начало. Всякий новый шаг здесь будет напоминать нам об Иване Петровиче Павлове. Пока в этой новой главе перевернута лишь первая страница. На этой странице записан громадный эмпирический материал, который ждет углубленной теоретической разработки.

СТАРЕЙШИНА ФИЗИОЛОГОВ МИРА [1]

Иван Петрович Павлов и его работа являются подлинной эпохой для советской физиологии, для советской науки вообще, а также и для мировой физиологии. Его имя можно сопоставить разве только с именем И. М. Сеченова, а в мировой науке — рядом с именами Пастера, Людвига, Дюбуа-Реймона и др.

Если советская физиология приобрела несомненно мировое значение, то в значительной мере благодаря Ивану Петровичу Павлову. Не будет преувеличением сказать, что имя И. П. Павлова пользовалось наиболее широкой популярностью во всемирной науке. Последний Международный конгресс физиологов назвал его «старейшиной физиологов мира». Этим ему была оказапа огромная честь, если мы вспомним, что подобное звание было признано мировой наукой за Гауссом — «старейшиной математиков мира».

Без всякого сомнения, деятельность Ивана Петровича Павлова и в особенности характер его выступления на последнем Международном конгрессе физиологов сыграли выдающуюся роль в укреплении симпатий мировой науки к СССР.

АВТОБИОГРАФИЯ А. А. УХТОМСКОГО [2]

Алексей Алексеевич Ухтомский родился 13/25 июня 1875 г. в сельце Вослома Арефинской волости Рыбинского уезда Ярославской губернии в семье землевладельца Алексея Николаевича Ухтомского и его жены Антонины Федоровны, урожденной Анфимовой.

В сентябре 1876 г. взят на воспитание теткою (сестрою отца) Анною Николаевною Ухтомскою, которая и была главною воспитательницею и спутницею вплоть до ее кончины в 1898 г.

---

[1] Ленинградская правда, № 48 от 28 февраля 1936 г. — *Прим. сост.*

[2] Опубликована: Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 2—4, а также в кн.: Ухтомский А. А. Доминанта. Л., 1966, с. 266—267. — *Прим. сост.*

Среднее образование окончил в Нижнем Новгороде, в кадетском корпусе, который закончил в 1894 г. Очень глубокое воспитывающее влияние испытал здесь со стороны превосходного преподавателя и даровитого математика Ивана Петровича Долбни, впоследствии известного профессора Горного института.

В 1894 г. поступил в Московскую духовную академию, в которой занимался теорией познания и историческими дисциплинами.

Кандидатская диссертация поставила настоятельно на очередь ближайшее изучение физиологии головного мозга, нервной деятельности вообще, а также физиологии поведения.

В 1899 г. поступил в Петербургский университет на физико-математический факультет для изучения физиологии и подготовительных к ней дисциплин. Петербург избрал потому, что в это время туда переехал И. П. Долбня, избранный в профессора. В течение года не удавалось зачислиться нормальным студентом, был вольнослушателем, затем с 1900 г. вошел в число студентов.

В 1902 г. начало специализации при профессоре Н. Е. Введенском.

В 1903 г. первая печатная работа по физиологии (Труды IX Пироговского съезда врачей). В том же году напечатал по-немецки «Ueber den Einfluss der Anämie auf den Nerven-Muskel Apparat» (Pflüger's Archiv, Bd 100).

В 1909 г. совместная работа с проф. Н. Е. Введенским над рефлексами антагонистов (Работы Физиол. лаборатории университета, 1909, т. 3).

С 1906 г. зачислен на службу в Физиологической лаборатории Петербургского университета в качестве сверхштатного лаборанта, потом ассистента при кафедре физиологии.

В 1910 г. главная работа «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных реакций» (диссертация 1911 г.). Изучались кортикальные реакции в четырех мышцах одновременно — в двух парах антагонистических мышц (сгибателях и разгибателях) коленных сочленений. Затем те же кортикальные реакции при наличии рефлекторных возбуждений в действующих мышечных парах. Наконец, те же кортикальные реакции при условии возникновения вегетативных возбуждений в организме.

В этой работе изучалось явление, остановившее на себе внимание автора еще в 1904 г., а именно — торможение кортикальных эффектов локомоции в моменты подготовки и развертывания вегетативных актов, например дефекации.

Плодом изучения этих явлений в свете учения Шеррингтона об общем пути и теории торможения по Н. Е. Введенскому были первые зачатки учения о *доминанте*, развитого потом в 1921 г. и в последующие годы. Эту концепцию стал излагать на лекциях и в практических занятиях приблизительно с 1920—1921 г., выступил с официальным докладом о доми-

нанте впервые в Петроградском обществе естествоиспытателей весною 1923 г. по поводу работ, выполненных со студентами летом 1922 г.

На переломе 1923—1924 гг. доклад на II Всесоюзном съезде психоневрологов и физиологов нервной системы, поддержанный В. М. Бехтеревым и его учениками, выдвинул принцип доминанты как один из основных факторов центральной иннервации. В 1927 г. написана монография «Парабиоз и доминанта» (издание Комакадемии). Все более стала выясняться органическая связь доминанты с основными установками Н. Е. Введенского в его учении о *парабиозе*.

С 1923 г. стал заведующим Физиологической лабораторией Ленинградского университета, приняв ее по кончине Введенского.

В последующие годы разработка механизма доминанты привела к пониманию того, какую роль играет в ней фактор *переменной лабильности* физиологического субстрата. Это привело к тому порядку понимания, который вылился в докладе 1934 г. «Возбуждение, торможение, утомление» (Физиол. журн. СССР, 1934, т. 18).

С тех пор и до сих пор выяснение факторов лабильности и значения физиологического интервала составляет главный предмет работы.

С 1933 г. избран членом-корреспондентом, с 1935 г. — действительным членом Академии наук СССР.

Был заведующим Биологическим отделением Ленинградского гос. университета. Состою Президентом Ленинградского общества естествоиспытателей.

Кроме университета, преподавал физиологию в Институте Лесгафта, в Психоневрологическом институте и на рабфаке Ленинградского университета.

В свое время состоял членом Петросовета VI созыва от рабочих и служащих Ленинградского университета.

23 января 1938 г. *Профессор А. Ухтомский*

ПРИЛОЖЕНИЯ

НАУЧНОЕ ТВОРЧЕСТВО А. А. УХТОМСКОГО И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ И СМЕЖНЫХ ДИСЦИПЛИН

Н. В. Голиков

Алексей Алексеевич Ухтомский (25 VI 1875—31 VIII 1942) — один из основателей физиологической школы Ленинградского университета — широко известен как автор принципа доминанты в нервной деятельности, определяющего поведение животных и человека в специфической для них среде.

Огромные разносторонние знания, исключительно глубокое и четкое мышление и высокая эрудиция А. А. Ухтомского позволили ему во многом опередить своих современников. Некоторые его открытия и обобщения в области нейрофизиологии, общей и эволюционной физиологии лишь в настоящее время получают должную оценку их значимости и начинают все глубже использоваться как в научной, так и в практической деятельности. Помимо установления важнейших закономерностей реагирования и поведения А. А. Ухтомский поставил ряд новых проблем и задач в области теории раздражения и механизмов нервной деятельности, теории управления и использования развившихся в процессе эволюции биологических механизмов в моделировании и в техническом прогрессе. Открытия и идеи А. А. Ухтомского все более начинают использоваться не только в физиологии, психологии, педагогике и медицине, но и в кибернетике, бионике и теории информации.

Неустанно развивая и углубляя созданное им оригинальное учение о механизмах нервной деятельности, А. А. Ухтомский вместе с тем существенно развил и дополнил научное наследие своих великих предшественников — И. М. Сеченова, Н. Е. Введенского и И. П. Павлова. Представления И. М. Сеченова о системной работе нервных центров, роли простых и специализированных следов в явлениях памяти и репродукции системных реакций, его идеи о роли периферийно-центральных и межцентральных циклов импульсов и о природе автоматизма [43, 44] были развиты А. А. Ухтомским в учении о доминанте и ее механизмах (домини-

рующие констелляции нервных центров и механизмы поддержания и репродукции их деятельности). Учение Н. Е. Введенского о местном возбуждении, о природе и механизмах торможения, его учение о физиологической лабильности и ее роли во взаимопереходах местных и бездекрементно проводящихся возбуждений [6—9] было существенно дополнено представлениями о разных формах торможения [48, 49], открытием явлений усвоения ритма [53] и привлечением концепции лабильности для понимания механизмов формирования доминирующих констелляций центров, феноменов рекрутирования и выключения отдельных компонентов этих констелляций, обеспечивающих оптимизацию доминантной реакции [46, 55, 57, 58].

Для развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и понимания механизмов временной связи и формирования условных рефлексов [39] весьма важную роль сыграло открытие А. А. Ухтомским закономерностей иррадиации импульсов возбуждения в нервной системе, принципа доминанты и феноменов усвоения ритмов. Нейронные группы, характеризующиеся повышенной возбудимостью, в первую очередь отвечают на импульсацию, генерируемую каждой из этих групп, и образуют единую систему. Длительная сохранность специфических следов в виде избирательно повышенной возбудимости к раздражителю определенной модальности (к импульсации с определенным ритмом) обеспечивает репродукцию всей условнорефлекторной реакции в ответ на действие одного «сигнального» раздражителя. Рассматривая механизмы доминанты, А. А. Ухтомский отождествлял механизмы угашения условного рефлекса и механизмы торможения доминанты установок [51, 54].

Серии тщательно поставленных экспериментов, посвященных выяснению механизмов координации рефлексов [48, 49], позволили А. А. Ухтомскому уже в начале его научной деятельности не только открыть основные закономерности иррадиации импульсов возбуждения в нервной системе, но и существенно дополнить представления о механизмах реципрокной иннервации скелетных мышц, связанные с именем Шеррингтона [69, 70]. А. А. Ухтомским была выдвинута новая, функционально-динамическая схема реципрокной иннервации скелетных мышц, учитывающая не только специфические механизмы межцентральных взаимодействий, но и роль исходного уровня функционального состояния взаимодействующих центров, изменяемого дополнительными афферентными и супрасегментальными влияниями. Им было четко показано, что в зависимости от текущих влияний и следов предыдущих воздействий «анатомические антагонисты» при осуществлении рефлекторных актов могут работать то как антагонисты, то как синергисты. Современные представления о роли обратных связей и супрасегментальном контроле в точности соответствуют положениям А. А. Ухтомского, выдвинутым еще в 1908 и 1911 гг. В тех же его исследованиях показаны особенности сопряженного торможения и отмечено наличие двух форм центрального торможения, впоследствии названных гиперполяризационным и деполяризационным; выдви-

нут принцип системности в нервной деятельности и описаны основные факты и положения позже (в 1923 г.) сформулированного принципа доминанты.

Необходимо отметить, что принцип доминанты в нервной деятельности, впервые опубликованный в 1923 г. А. А. Ухтомским [50], развивался и дополнялся во все последующие годы его деятельности. Если в первоначальной редакции для понимания механизмов доминанты использовались лишь изменения уровня стационарного возбуждения и возбудимости центров, то после открытия усвоения ритма и накапливания новых фактов, демонстрировавших важное значение процессов синхронизации активности нейронов и усваивание ими ритмики стимуляции в формировании и репродукции доминирующих констелляций нервных центров, А. А. Ухтомский стал выдвигать на первый план и подчеркивать значение ранее почти забытой концепции и параметров физиологической лабильности.

Особенно ярко выявлен новый этап развития учения о доминанте в публикуемых в настоящем томе статьях «Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов» (1936), «Физиологический покой и лабильность как биологические факторы» (1937) и «Система рефлексов в восходящем ряду» (1942).

Используя все появляющиеся новые данные как своей лаборатории, так и обширные нейрофизиологические литературные материалы А. А. Ухтомский до конца своей жизни неустанно развивал принцип доминанты, который лег в основу учения о механизмах нервной деятельности.

С именем А. А. Ухтомского связаны не только важные открытия в области нейрофизиологии, но и организация первых в Советском Союзе исследований по физиологии и научной организации труда. Его теория утомления как расстройства регуляции физиологических функций и его принцип доминанты легли в основу теории упражнения. Его ученики, работавшие над проблемами физиологии и научной организации труда на фабриках и заводах, немало содействовали повышению производительности труда и рационализации различных форм трудовой деятельности.

Важное значение для понимания механизмов деятельности анализаторов имеют представления А. А. Ухтомского о работе афферентных систем, обеспечивающих адекватное отражение окружающей среды [59]. Говоря о закономерностях перехода градуального местного возбуждения в бездекрементно распространяющиеся нервные импульсы, А. А. Ухтомский предвосхитил современные представления о перекодировании в рецепторах и синаптических аппаратах. Его представления о роли множественной импульсации из ряда рецепторов («импульсные ансамбли») и значении взаимодействия афферентных систем в формировании интегрального образа в процессе восприятия до сих пор являются непревзойденным образцом тонкого анализа процессов отражения. А. А. Ухтом-

ский впервые подчеркнул наличие оптимальной зависимости процесса отражения от величины афферентного воздействия.

Учение А. А. Ухтомского о доминанте как основном принципе нервной деятельности, показывающем закономерности переходов от стохастического (вероятностного) к детерминированному типу реагирования вылилось не только в стройную теорию упражнения (М. И. Виноградов, А. Н. Крестовников), но и указывало пути оптимального режима обучения. Психологи, педагоги и врачи все более используют учение А. А. Ухтомского для понимания закономерностей формирования личности, ее отношений и психологических установок, в том числе патологических. Нужно отметить, что А. А. Ухтомский особенно подчеркивал тот факт, что доминанты, определяющие поведение человека и животных в их среде, характерны не только прочностью удержания сложившегося стереотипа («консервативный элемент»), но и подбором новых навыков для реагирования и более тонкой регуляцией текущих актов («прогрессивный элемент доминанты»). Доминанта не только ослепляет, заставляет не замечать не относящееся к делу, но и позволяет видеть то, что без нее не было бы усмотрено и использовано для улучшения и совершенствования доминирующего акта.

Обладавший огромными знаниями не только в области биологии и физико-математических дисциплин, но и в области философии и гуманитарных дисциплин, А. А. Ухтомский неоднократно подчеркивал важность, прогрессивность и неоспоримое преимущество диалектико-материалистического мышления по сравнению с формализированным и немало сделал для развития естественнонаучных основ ленинской теории отражения (см. его статью «Об условно-отраженном действии» в этом томе).

Представления А. А. Ухтомского о возникновении состояния покоя на относительно поздних этапах эволюции и его гипотеза о том, что выделение себя из природы и появление элементарных форм сознания возможно лишь тогда, когда развивается способность к организации покоя, имеют исключительно важное значение как для теории познания, так и для психологии и физиологии высшей нервной деятельности.

Исключительный талант педагога и воспитателя юношества, его любовь к народу и высокие моральные качества привлекали к А. А. Ухтомскому студентов. Им были подготовлены сотни высококвалифицированных специалистов, успешно работавших и работающих в различных вузах и институтах. А. А. Ухтомский был одним из организаторов и любимым преподавателем рабфака университета (1919 г.). Высокую оценку получили его лекции в Комакадемии и на философском факультете Петербургского университета. По представлению коллектива университета он был избран членом Петросовета (1920 г.). За выдающиеся научные достижения в 1932 г. А. А. Ухтомскому была присуждена премия им. В. И. Ленина.

Глубокий анализ достижений современной физиологии, который проводил А. А. Ухтомский как в журнальных статьях, так и на еженедельных кафедральных беседах с учениками и сотрудниками, немало способствовал развитию физиологии и смежных дисциплин.

Особое значение в научном творчестве А. А. Ухтомского имеют две его последние работы, оформленные, к сожалению, лишь в виде тезисов [57, 58]. Первая из них — «Система рефлексов в восходящем ряду» — посвящена эволюции нервной деятельности. В ней показывается, как сложившиеся механизмы низших этажей с их исполнительными двигательными и секреторными эффекторами используются в разных комбинациях и по разным, ранее не использовавшимся поводам центрами высших этажей, которые, усиливая и подчеркивая одни из этих механизмов и подтормаживая и модифицируя другие, осуществляют формирование новых, более тонких и четких и более сложных форм реагирования организма по новым поводам и с различных афферентных входов. Демонстрированные в этой работе принципы управления и регуляции имеют важное значение для конструирования более совершенных логических машин и сервомеханизмов.

Вторая работа — «Физиологическая лабильность и равновесие» [58] — явилась итогом критического анализа книги Г. Доттервейха [63] «Биологическое равновесие». В течение нескольких месяцев в 1941—1942 гг. на научных семинарах Электрофизиологической лаборатории (ЭЛАБ) АН СССР, которой заведовал А. А. Ухтомский с 1937 г. до своей кончины, он излагал ряд представлений о скоростях взаимодействия в биологических системах различного порядка (ядро—цитоплазма, цитоплазма—мембрана, клеточные мембраны—среда, межклеточные взаимодействия, взаимодействия тканей и органов, взаимодействия организма и среды, популяционные и межвидовые взаимодействия) и вскрывал механизмы установления динамического равновесия на разных уровнях. Даже в тезисной форме эта работа имеет исключительное значение для генетики, экологии и теории познания.

Проблемы, поднятые А. А. Ухтомским, вдохновляли не только его учеников и сотрудников, но и многих исследователей, не связанных непосредственно с физиологической школой Ленинградского университета. Некоторые из его концепций в результате новых экспериментальных находок были дополнены и продолжают развиваться после его кончины.

Нужно отметить, что, несмотря на широкую известность учения А. А. Ухтомского о доминанте (оно используется не только физиологами, психологами, педагогами и врачами, но и писателями и журналистами), изложение этого учения часто весьма упрощается, иногда даже отождествляются доминанта и суммационный рефлекс, доминанта и состояние истериозиса. Очень часто не различаются принцип доминанты и состояние доминанты.

Представления А. А. Ухтомского об эволюции нервных процессов и об эволюции нервной деятельности менее известны в отличие от прин-

ципа доминанты, несмотря на их теоретическое и практическое значение.

В развитии идей А. А. Ухтомского важную роль сыграли не только серии его тщательно подготовленных экспериментальных исследований, но и научные достижения его учителя Н. Е. Введенского (фазное действие разражителей, закон оптимальной величины раздражения, необходимой для вызова возбуждения, «местные возбуждения» и их взаимопереходы в импульсы возбуждения, концепция физиологической лабильности клеток и волокон) [4—10], и экспериментальные материалы и представления известного английского нейрофизиолога Ч. Шеррингтона (закономерности реципрокной иннервации скелетных мышц, механизмы координации рефлексов) [69].

Отмечая важное значение межцентральных влияний, А. А. Ухтомский уже в начале нашего века показал, что повышение возбудимости отдельных нервных центров влияет на состояние других центров и может существенно изменить обычные рефлекторные реакции нервной системы. Реакция нервного центра на раздражающие воздействия определяется не только величиной и спецификой раздражения и не только уровнем функционального состояния раздражаемого центра, но и уровнем функционального состояния других центров.

Изучая зависимость эффектов раздражения коры от побочных центральных влияний, А. А. Ухтомский обнаружил, что на иррадиирующие в нервной системе импульсы возбуждения первыми реагируют центры, находящиеся в состоянии повышенной возбудимости [49]: они отвечают приступом возбуждения даже на раздражения, адресованные другим нервным центрам. В это время другие нервные центры оказываются заторможенными, теряющими способность отвечать импульсным разрядом даже на раздражения, непосредственно на них действующие. Готовые к импульсному разряду очаги местного возбуждения, возникшие в результате предыдущих раздражений, предопределяют характер рефлекторных реакций на последующие раздражения и обусловливают наличие тех или иных тенденций, готовности нервной системы к направленным реакциям. Межнейронные взаимодействия могут существенным образом изменять характер рефлекторных реакций на текущие раздражения.

Открытые А. А. Ухтомским закономерности иррадиации импульсов возбуждения в нервной системе и закономерности межцентральных взаимоотношений были обобщены в виде основного принципа нервной деятельности — принципа доминанты в работе нервных центров [50]. Собственные экспериментальные данные, подкрепленные огромным литературным материалом современной нейрофизиологии и электрофизиологии, были положены в основу учения о механизмах нервной деятельности.

По А. А. Ухтомскому, каждый рефлекторный акт осуществляется определенными группами (констелляцией) нервных центров, расположенных в различных участках нервной системы, но обладающих един-

ством действия. Длительность возбуждения придает функциональной констелляции нервных центров главенствующее, доминирующее значение в поведении человека и животных. Центры, входящие в состав доминирующей констелляции, характеризуются повышенной возбудимостью, типичной для наличия местного возбуждения, повышенной способностью к суммации, стойкостью, инерционностью состояния возбуждения и оказывают сопряженно тормозящее действие на другие центры, не вошедшие в состав данной констелляции [51, 52].

Единство действия доминирующей констелляции центров, по мысли Ухтомского, связано с единым ритмом и темпом активности центров — участников этой констелляции [51, 55]. Одни и те же отдельные центры (группы нейронов) могут входить в состав различных доминирующих констелляций, причем включение (рекрутирование) в данную констелляцию или выключение из нее отдельных центров определяется способностью этих центров усваивать единый темп и ритм активности всей доминирующей системы совозбужденных центров. Возникновение доминирующих констелляций нервных центров связано с повышением возбудимости этих центров под влиянием афферентной и межцентральной импульсации и гуморальных факторов.

Угашение, торможение доминантной установки происходит либо в результате устранения раздражителей, вызвавших и поддерживающих состояние доминанты, либо в результате чрезмерного усиления этих раздражителей (переподкрепление, переход центров из состояния доминирующего возбуждения в состояние запредельного торможения, парабиоза), либо в результате сопряженного торможения при возникновении и подкреплении другой доминантной констелляции, несовместимой с первой. Следы пережитых доминант длительно сохраняются в высших отделах нервной системы, и при определенных условиях каждая доминантная установка может вспыхивать вновь, репродуцироваться.

В каждый данный момент в центральной нервной системе может существовать лишь одна активная доминантная констелляция центров, относительно простая или весьма сложная, способная осуществлять ряд одновременных и последовательных актов определенной направленности. В единую доминантную констелляцию могут вовлекаться дополнительные группы нейронов, деятельность которых способна синхронизироваться с ритмом и темпом деятельности ведущих центров.

Одновременное осуществление ряда актов иногда неправильно рассматривается как сосуществование двух или нескольких активных доминантных реакций. На самом деле, как показывают данные физиологии труда и экспериментальной психологии, в этих случаях имеет место образование более сложной системы взаимосвязанных реакций, осуществляемых более сложной, но единой доминирующей констелляцией нервных центров. Любая форма трудовой деятельности представляет собой более или менее сложную доминантную реакцию.

В зависимости от текущих условий различные доминантные установки могут сменять друг друга (переключение). Лишь в периоды смены доминантных установок и борьбы «возникающей» и наличной «тормозимой» доминант может иметь место неполное, абортивное проявление двух несовместимых, не включающихся в единую систему реакций доминантного типа. При возникновении чесательного рефлекса у бегущей собаки оба этих рефлекса — чесание и бег — становятся неполноценными, не достигающими цели и в конце концов один из них — бег или чесание — будет полностью подавлен, а другой нормально осуществится.

Диффузная иррадиация импульсов возбуждения в нервной системе обеспечивает вероятностный характер рефлекторного реагирования, обусловленный богатством коллатералей аксонов, благодаря которому каждый нейрон может влиять на тысячи других нейронов в различных отделах нервной системы и входить с ними в те или иные функциональные отношения. Возбуждение, возникающее в центральной нервной системе, способно широко распространяться и достигать самых отдаленных ее участков не только при сильных раздражениях рецепторов или проводящих путей, но и при обычных, слабых раздражающих воздействиях. Раздражение любого рецептора или нерва может вызвать реакцию любого исполнительного органа. Влияние иррадиирующей импульсации на различные нейроны может быть различным в зависимости от величины синаптической активации и состояния нейрона.

Зависимость рефлекторных реакций от величины раздражений отмечалась И. М. Сеченовым [43] и Н. Е. Введенским [6], показавшими, что сильные раздражения вместо возбуждения могут вызывать состояние торможения. Н. Бубнов и Р. Гейденгайн [62], Ч. Шеррингтон [69], И. С. Беритов [2], И. П. Павлов [39] демонстрировали тот факт, что и слабые раздражения вместо ожидаемого повышения возбудимости и возбуждения могут вызывать снижение возбудимости и возникновение тормозных состояний.

Рецепторы отправляют в центральную нервную систему редкие асинхронные импульсы возбуждения (фоновая афферентная импульсация) даже при отсутствии нарочитых раздражений. Нервные клетки также периодически отправляют редкие асинхронные импульсы к другим нервным клеткам и в исполнительные органы (фоновая эфферентная, или субординационная, или фоновая межцентральная импульсация). Эта фоновая импульсация обычно снижает возбудимость и повышает поляризацию и лабильность подвергающихся ее действию клеток. Шеррингтон показал, что перерезка задних корешков и выключение притока афферентной импульсации в соответствующие сегменты спинного мозга вызывают повышение возбудимости двигательных нейронов спинномозговых рефлекторных дуг деафферентированных сегментов [70]. К. И. Кунстман и Л. А. Орбели [30] подтвердили этот факт и показали, что после перерезки задних корешков деафферентированная конечность

начинает отвечать рефлекторными сокращениями мышц на каждый залп импульсов, иррадиирующих из дыхательного центра. Аналогичное повышение возбудимости мотонейронов спинномозговых рефлекторных дуг после децеребрации было показано И. С. Беритовым [2]. После выключения фоновой субординационной импульсации из переднего и среднего мозга возбудимость мотонейронов резко повышалась, они отвечали усилением тонических асинхронных импульсных разрядов при каждом вдохе.

Снижающее возбудимость и повышающее лабильность мышечных волокон влияние субординационной асинхронной импульсации было подчеркнуто Монье и Джаспером [68], показавшими, что после денервации наступает повышение возбудимости, удлинение хронаксии и рефрактерной фазы мышечных волокон. Субординирующее влияние сравнивалось ими с влиянием анэлектротона. Большой материал, показывающий снижающее возбудимость действие субординационной импульсации, приведен Кенноном и Розенблютом в монографии «Повышение чувствительности денервированных структур» [28].

Нужно заметить, однако, что длительное устранение привычной фоновой импульсации ведет к вторичному снижению возбудимости и развитию глубокого деполяризационного торможения. Еще И. М. Сеченов описал возникновение глубокого сонного состояния при резком уменьшении притока раздражений из окружающей среды [43]. Больной с обширными поражениями органов чувств почти круглые сутки спал, пробуждаясь лишь на время еды и отправления естественных потребностей. В лаборатории И. П. Павлова было показано, что после одномоментной перерезки зрительных, слуховых и обонятельных нервов у собак развивалось глубокое тормозное состояние [39].

В нашей лаборатории накопилось много данных, показывающих, что длительные слабые раздражающие воздействия оказывают трофическое влияние, повышающее лабильность и поляризацию нервных клеток, по-видимому, в результате неспецифического усиления активного ионного транспорта через мембраны нейронов. Выключение раздражающих влияний ведет к прогрессирующему снижению лабильности и поляризации, начальному повышению и последующему снижению возбудимости и, наконец, развитию глубокого деполяризационного торможения и даже к смерти. Состояние нервной системы регулируется раздражающими воздействиями, постоянный приток раздражений необходим для ее нормальной деятельности. Как недостаточный приток раздражений, так и чрезмерные раздражения ведут к снижению и исчезновению возбудимости и развитию деполяризационного торможения, иногда предваряемого возникновением этапа повышенной возбудимости и возбуждения [18].

А. А. Ухтомский показал наличие иррадиации импульсов возбуждения в сторону нейронных групп, характеризующихся повышенной возбудимостью. Ранее, еще в 1881 г., Н. Е. Введенский нашел, что тони-

чески возбужденный центр отвечает вспышкой деятельности на раздражение любых чувствительных нервов [4]. В 1896 г. он же, описывая сопряженные изменения возбудимости симметричных пунктов двигательной зоны коры больших полушарий, отметил, что в течение некоторого времени после раздражения двигательного пункта коры раздражение других областей коры вызывает эффект, характерный для только что раздражавшегося пункта [8].

А. А. Ухтомский в серии блестящих экспериментов убедительно показал, что на иррадиирующие импульсы возбуждения первыми отвечают центры, характеризующиеся повышенной возбудимостью [49]. Состояние повышенной возбудимости центров А. А. Ухтомский связывал с развитием в них определенного уровня «местного стационарного возбуждения», но более низкого, чем уровень стойкого местного возбуждения при развившемся парабиозе (запредельном торможении). В этом смысле А. А. Ухтомский рассматривал состояние доминанты как преддверие парабиоза [52].

Значительно позже Экклс и Шеррингтон, характеризуя состояние центрального возбуждения, связывали локальное возбуждение центров с повышением их возбудимости и готовностью к импульсному разряду, возникающему с коротким латентным периодом даже при слабых раздражениях [64]. Связь местного подпорогового возбуждения нервных волокон с повышением возбудимости к этому времени уже была подтверждена крупными представителями кембриджской физиологической школы Эдрианом и Люкасом [61]. Местное стационарное возбуждение нейронов, находящихся в состоянии доминанты, характеризуется оптимальным уровнем их поляризации (умеренной деполяризацией), связанным с повышением возбудимости. Изучение доминантных состояний в моно- и полисинаптических рефлекторных дугах показало, что в высоколабильных нейронах развитие доминантных состояний связано со снижением их лабильности и поляризации (классический механизм А. А. Ухтомского), а в малолабильных нейронах — с повышением их лабильности и поляризации [11, 12, 15, 55].

Возникновение доминантных состояний в нейронных группах, характеризующихся низким уровнем лабильности, может быть связано не с деполяризацией и снижением лабильности, а, напротив, с повышением уровня поляризации и лабильности. По-видимому, формирование доминантных состояний при слабой анодической поляризации поверхности коры, показанное В. С. Русиновым [40, 41] и подтвержденное рядом лабораторий, связано с повышением лабильности и поляризации малолабильных корковых элементов в поверхностных слоях и с умеренной деполяризацией нейронов глубоких слоев.

Исходя из концепции местного возбуждения, выдвинутой Н. Е. Введенским в 1901 г. [9], и сопоставляя уровни местного возбуждения в нервных центрах при развитии доминанты и возникновении пессимального торможения, А. А. Ухтомский пришел к выводу, что именно уровень ме-

стного возбуждения определяет возбудимость нервных центров. По А. А. Ухтомскому, в силу высокой «впечатлительности» нервных клеток, находящихся в состоянии местного возбуждения, и в зависимости от степени этой впечатлительности одни и те же импульсы могут вызывать либо оптимальную реакцию возбуждения, связанную с возникновением импульсных разрядов, либо пессимальную реакцию торможения.

Уровень местного возбуждения, оценивавшийся Н. Е. Введенским и А. А. Ухтомским по величине негативности возбужденной зоны, соответствует уровню деполяризации, причем умеренная деполяризация (критический уровень деполяризации) и небольшой уровень местного возбуждения характеризуются повышенной возбудимостью и возникновением импульсных разрядов, а глубокая деполяризация и стойкое местное возбуждение — исчезновением возбудимости, возникновением пессимального торможения, по Н. Е. Введенскому, или запредельного торможения, по И. П. Павлову.

Следует отметить, что термины «впечатлительность», «чувствительность», «реактивность» клеток, волокон или их окончаний отражают легкость изменения функционального состояния реагирующего субстрата, способность его к местной реакции. Термин «возбудимость», предложенный Дюбуа-Реймоном, обозначает способность нервных и поперечнополосатых мышечных волокон отвечать на раздражения бездекрементно распространяющимися импульсами. Реактивность (способность к местному ответу) и возбудимость (способность к распространяющемуся ответу) изменяются неодинаково, неконгруэнтно [16].

Еще в 1884 г. Введенским было показано, что после исчезновения возбудимости тормозное состояние участка нерва, подвергавшегося действию сильного постоянного тока, может очень долго поддерживаться значительно более слабым током. Несмотря на исчезновение возбудимости, чувствительность, реактивность нервных волокон оказывается даже более высокой, чем в норме [5].

Аналогичные факты были получены Л. Л. Васильевым [3], который показал, что сразу после прекращения проведения альтерированный участок нерва обнаруживает высокую чувствительность к слабейшим раздражениям. Можно ослабить или углубить блокирование («пороговый парабиоз») слабыми раздражениями, например ультрафиолетовым или инфракрасным облучением или химическими воздействиями, неэффективными для нормального нерва. Раздражимость (реактивность), вначале повышающаяся параллельно повышению возбудимости, в течение известного времени продолжает повышаться и тогда, когда возбудимость уже снижается и исчезает. Современные электрофизиологические исследования сделали очевидным тот факт, что местное возбуждение может возникать и даже быть более выраженным при снижении и утрате рефлекторной возбудимости. Медленная фоновая электрическая активность мозга и локальные потенциалы, вызванные прямыми и рефлекторными раздражениями, лучше выражены при снижении и исчезновении рефлекторной

возбудимости, при неглубоком наркозе, сне, неглубоком запредельном торможении.

Было показано, что способность нейронов к местным ответам и к импульсным разрядам изменяется неконгруэнтно и что нужно различать способность к местному ответу («реактивность») и способность к импульсному разряду («возбудимость») [15, 16]. Местные ответы и соответствующие им медленные потенциалы могут не снижаться, а возрастать при снижении и утрате способности к импульсным разрядам, при подавлении нейрональной активности, что хорошо видно при одновременном суммарном и фокальном отведении фоновой и вызванной электрической активности как от спинного, так и от головного мозга. Электроэнцефалографические исследования также показали, что вызванные потенциалы при подавлении возбудимости (умеренный наркоз) оказываются более выраженными. При активации наряду с усилением нейрональной активности медленные потенциалы оказываются подавленными, бета-ритм, напротив, увеличенным [17]. Оптимальная зависимость реактивности и возбудимости от уровня поляризации и лабильности нейронов неодинакова, реактивность и возбудимость могут меняться и параллельно и реципрокно. Этот факт необходимо строго учитывать при анализе электрофизиологических данных.

Таким образом, реактивность или раздражимость следует рассматривать как более общее свойство клеток, их способность отвечать на раздражения изменением своего состояния и местными реакциями, а возбудимость — как специализированную форму раздражимости, как способность специализированных клеток отвечать на раздражения бездекрементно распространяющимися нервными импульсами. Наибольшая реактивность и наибольшая возбудимость клеток и волокон оказались связанными с различными уровнями физиологической лабильности и поляризации этих клеток и волокон [13—15]. При высоком уровне реактивности легко возникают местные реакции и местный автоматизм (местные пульсирующие возбуждения и соответствующие им медленные потенциалы). При высоком уровне возбудимости легко возникают бездекрементно распространяющиеся импульсы и импульсный автоматизм (множественные ритмические импульсные разряды нервных клеток). В соответствии с закономерностями эволюционной физиологии, показанными Л. А. Орбели [38], филогенетически более новая форма реагирования импульсными разрядами развивается на базе более древней формы реагирования местными реакциями.

Привычные представления о возбуждении как появлении или усилении импульсации и о торможении как подавлении импульсных разрядов оказались справедливыми лишь для системных реакций нервных центров. Клеточные реакции, в частности местная электрическая активность и местные реакции на раздражения, не только сохраняются в течение некоторого времени после прекращения проведения импульсации, но даже усиливаются в первые моменты после наступления блокирования прове-

дения. Длительная сохранность местных ответов после прекращения проведения при развитии парабиоза в нашей лаборатории показана М. И. Сологубом [45, 46], а в лаборатории Д. Н. Насонова — Г. Н. Можаевой [36] в условиях регистрации локальных ответов в месте раздражения.

Локальные возбуждения возникают в широком диапазоне изменений уровня функционального состояния клеток и их отростков, и если применять термины «возбуждение» и «торможение» при анализе клеточных реакций, то нужно связывать возбуждение с повышением реактивности и обмена веществ клеток, а торможение — со снижением их реактивности и обмена веществ. В зависимости от исходного уровня функционального состояния нервных клеток и волокон, раздражающие воздействия, в частности сами нервные импульсы, могут либо снижать, либо повышать реактивность и возбудимость. При высоком уровне поляризации и лабильности изменения возбудимости (способности к бездекрементно проводящимся ответам) и изменения реактивности (способности к местному ответу) протекают параллельно, при значительно сниженном уровне лабильности и поляризации изменения возбудимости и реактивности протекают в диаметрально противоположном направлении.

Характер реакции нейронов на иррадиирующие в нервной системе импульсы зависит в значительной степени от уровня реактивности нейронов. Повышение реактивности нейронов приводит к тому, что синаптические воздействия, вызывавшие ранее лишь трофический эффект повышения поляризации и лабильности и снижение возбудимости, теперь будут действовать в сторону деполяризации, повышения возбудимости и возникновения импульсных разрядов нейронов. Прежнее «оптимальное» возбуждающее действие более обширной синаптической активации (при увеличении импульсации) может вызвать развитие глубокой деполяризации, снижение и исчезновение возбудимости и возникновение пессимального, запредельного торможения вследствие повышенной реактивности нейронов.

Фоновая афферентная импульсация, оказывающая на высоколабильные нейроны лишь положительно-трофическое действие, связанное с повышением их лабильности и поляризации и снижением возбудимости, при значительном повышении реактивности нейронов будет оказывать возбуждающее действие, связанное с умеренной деполяризацией, некоторым снижением лабильности и повышением возбудимости. Эта импульсация начнет подкреплять возбуждение доминирующей группы нейронов.

Центры, находящиеся в состоянии повышенной возбудимости, не только первыми отвечают на иррадиирующие в нервной системе импульсы своим рабочим эффектом, но и оказывают сопряженно-тормозящее действие на другие центры. По мере формирования системы совозбужденных центров сопряженное торможение других центров все возрастает. По наблюдениям А. А. Ухтомского, иррадиирующие в нервной системе импульсы подкрепляют состояние возбуждения в центрах с повышенной возбудимостью и углубляют торможение в центрах с более низкой и со сниженной возбу-

димостью [49]. Сопряженно-тормозящие влияния очагов повышенной возбудимости на другие центры были описаны для двигательной зоны коры больших полушарий Н. Е. Введенским в 1896 г. [8], а аналогичные им явления реципрокного торможения — Шеррингтоном в рефлекторных дугах спинного мозга [69, 70]. Явления отрицательной индукции по одновременности оказались широко представленными не только в сложившихся рефлекторных дугах, но и в различных «временных» рабочих констелляциях нервных центров.

Механизм различного влияния иррадиирующих в нервной системе импульсов возбуждения на различные группы нейронов до настоящего времени остается дискуссионным. Многие исследователи связывают тормозящие и возбуждающие влияния нервных импульсов лишь со специализацией межцентральных связей и синаптических аппаратов. Однако общие закономерности, выступающие в динамичности межцентральных взаимоотношений, и общеизвестная возможность перестройки обычных иннервационных взаимоотношений в сложившихся рефлекторных дугах при изменении состояния реагирующих нейронов показывают, что при возникновении эффектов возбуждения или торможения важную роль играет смена специфического для всех живых клеток начального положительно-трофического (или первичнотормозного) эффекта действия раздражений последующим возбуждающим, а затем вторично тормозящим эффектом их действия в результате закономерного изменения уровня лабильности, поляризации и возбудимости реагирующих нейронов. Различная реактивность разных групп специализированных нейронов обусловливает возникновение различных реакций на одну и ту же импульсацию.

Трехфазность рефлекторной реакции, часто наблюдающуюся при сильных и длительных раздражениях рефлекторных дуг, иногда объясняют тем, что более высокая возбудимость специализированных тормозных систем обусловливает начальные тормозные эффекты, последующее возбуждение связывается с последующей активацией специфических возбуждающих структур, а вторичное торможение — с развитием пессимума, по Введенскому, под влиянием чрезмерной активации.

В нейронных реакциях на афферентную и межцентральную импульсацию влияет как суммарный результат действия специализированных синаптических аппаратов, так и закономерности неспецифической реакции фазного изменения функционального состояния нейронов, возникающего при любых раздражающих воздействиях. Эффект сопряженного торможения, характерный для обычного действия диффузной асинхронной импульсации, может подчеркиваться специфическим гиперполяризующим действием специализированных тормозных структур в тех случаях, когда эти структуры оказываются более реактивными, чем специализированные возбуждающие структуры. Материалы эволюционной физиологии, показывающие развитие специфических эффектов действия медиаторов из первичного неспецифического их действия, позволяют рассматривать специфические эффекты специализированных синаптических структур как

подчеркивание и затягивание, преимущественное выражение одной из фаз неспецифической реакции на раздражение. Эффекты активации даже специализированных синапсов зависят от уровня функционального состояния реагирующих клеток. В зависимости от уровня поляризации, лабильности и реактивности нейрона трофическое действие медиатора может смениться тормозящим, а его тормозящее действие — возбуждающим.

Для возникновения сопряженного торможения нейронных групп, не вошедших в состав доминирующей констелляции нервных центров, необходимо наличие определенного уровня поляризации реактивности нейронов и, возможно, определенная степень активации их специализированных синаптических аппаратов. По данным А. А. Ухтомского, сопряженное торможение нервных центров, не вошедших в состав доминирующей констелляции, оказывается более выраженным и интенсивным в более лабильных рефлекторных дугах и менее выраженным в менее лабильных дугах [49]. При ухудшении функционального состояния нервной системы, при снижении лабильности и поляризации нейронов сопряженное торможение ослабевает и даже сменяется повышением возбудимости и возникновением возбуждения в ранее сопряженно тормозившихся центрах.

Явления сопряженного торможения при формировании сложных доминантных установок могут быть связаны также с формированием избирательного отношения нейронов к импульсации различного ритма (различного кода). При импульсации, характеризующейся определенным ритмом, имеют место возникновение суммации супернормальности и повышение возбудимости нейронов именно для этой импульсации. При импульсации, характеризующейся другим ритмом, напротив, имеют место суммация субнормальности и снижение возбудимости; импульсация данного ритма вызывает торможение нейрона.

Еще в 1924 г. А. А. Ухтомский выдвинул положение, по которому каждая доминирующая система нервных центров характеризуется единым ритмом активности [51]. Позже, развивая свои представления о механизмах доминантных реакций при анализе речевой деятельности и используя накопившиеся данные о явлениях усвоения нервными центрами ритма раздражения, он стал связывать феномены вовлечения (рекрутирования) и феномены выключения (демобилизации) тех или иных нейронных групп (центров) при формировании доминирующих констелляций со способностью этих нейронных групп усваивать единый ритм активности ведущего центра. В отличие от первоначальных представлений об усвоении ритма, связывавших этот процесс только с перестройкой активности нейронов на более высокий ритм деятельности при повышении их лабильности, А. А. Ухтомский стал рассматривать процесс сонастраивания центров на единый ритм активности как результат снижения лабильности более лабильных нейронных групп и повышения лабильности низколабильных нейронных групп, входящих в состав доминирующей констелляции [55]. Это представление об усвоении ритма со-

ответствует принципу оптимизации и подкрепляет прежние данные, показавшие, что усвоение ритма связано с повышением возбудимости и характерно для доминантных состояний [11, 12, 53].

Синхронизация активности нейронных групп, входящих в состав доминирующих констелляций нервных центров, формируется постепенно. В начале развития доминантных состояний и при элементарных доминантах имеет место лишь синхронизация темпа активности. Тонкое сонастраивание ритмической активности, усвоение не только темпа, но и ритма возникают значительно позже. Постепенно развивается и способность к репродукции усвоенного ритма, по мере того как в центрах формируются достаточно прочные специфические следы предыдущих раздражений [9]. Усвоение и репродукция того или иного ритма активности, по-видимому, связаны с формированием специфических следов раздражений, обеспечивающих возникновение избирательной высокой возбудимости для импульсации определенного ритма.

Роль процессов усвоения ритма и следовых процессов при образовании доминантных установок становится все более ясной по мере накопления данных об изменениях ритмической активности нейронов и нейронных групп при различных функциональных состояниях мозга. Явлепия синхронизации электрической активности нейронных групп в различных корковых полях и подкорковых образованиях при формировании системных реакций нервных центров, впервые изучавшиеся в лабораториях М. Н. Ливанова [32—34], показавшего «пространственную синхронизацию активности» нейронных групп, и В. С. Русинова [40, 41], сейчас неоднократно подтверждены.

В феноменах усвоения ритма раздражений нервными центрами различается усвоение ритма в реакциях типа местных ответов и типа импульсных разрядов. Феномены усвоения ритма, выражающиеся в синхронизации местных ответов и местной активности, по нашим данным, сочетаются с повышением реактивности нейронов и наиболее выражены при определенном невысоком уровне поляризации и лабильности. Феномены усвоения ритма, выражающиеся в синхронизации импульсных разрядов и импульсной активности, наиболее выражены при более высоком уровне лабильности и поляризации нейронов. Нами [15], а позже Фессаром [60] синхронизация активности соседних нейронов друг с другом была названа внутренней, а синхронизация активности нейронов с ритмом приходящей импульсации — внешней синхронизацией. Феномены восстановления активности в прежнем, навязанном предыдущей стимуляцией ритме нами обозначены термином «репродукция усвоения ритма» и связываются с длительным сохранением специфических следов раздражений нейронами высших отделов нервной системы в виде избирательного повышения возбудимости этих нейронов к импульсации определенного ритма.

При формировании доминантной констелляции нервных центров, по А. А. Ухтомскому, вначале имеет место генерализованное возбуждение

ряда центров, в доминантную констелляцию вовлекаются и не необходимые центральные клеточные группы [52]. По мере повторного осуществления доминирующего акта ненужные для этого акта нейронные группы затормаживаются, выключаются из работы, реализация доминантного акта становится экономной. Так же как при образовании условного рефлекса, при формировании доминанты начальный этап избыточного вовлечения нейронных групп (генерализованная реакция) по мере упрочения сменяется этапом концентрирования активности нейронов только в тех клеточных группах, которые необходимы и достаточны для реализации данной доминанты.

Вместе с тем диффузная отзывчивость доминирующей констелляции центров к различным раздражениям в процессе повторения рабочего акта постепенно сменяется избирательным ответом этой констелляции только на раздражения, непосредственно формировавшие данную доминанту. В элементарных доминантных реакциях единство действия констелляции совозбужденных центров достигается в порядке усвоения единого темпа активности. Тонкое сонастраивание активности нейронных групп на единый ритм связано с формированием специфических следов раздражений к стимуляции определенного ритма. Если нейронные группы, способные усвоить и сохранить данный ритм активности, вовлекаются в функциональную констелляцию, то другие группы, неспособные усвоить этот ритм, затормаживаются и выключаются из доминирующей констелляции [55]. Некоторые формы центрального торможения и, по-видимому, внутреннее (условное) торможение, по И. П. Павлову, связаны с избирательным изменением возбудимости для раздражений определенной модальности, с формированием длительно сохраняющихся специфических следов раздражения.

Развивая учение о доминанте, А. А. Ухтомский вместе с тем существенно дополнил как данные Н. Е. Введенского о местном возбуждении и условиях его перехода в бездекрементно проводящиеся нервные импульсы, так и в представления о механизмах координации рефлексов.

Рассматривая состояние доминанты как местное стойкое («стационарное») возбуждение групп нейронов, определяющее поведение животных и человека в их натуральной среде, А. А. Ухтомский нашел, что стационарное возбуждение, характерное для доминанты, отличается от местного стойкого возбуждения при парабиозе неодинаковым его уровнем, неодинаковой величиной. Именно в этом смысле он рассматривал доминанту как преддверие парабиоза. Н. Е. Введенский, судивший о величине местного возбуждения по величине тока покоя альтерируемого нерва («парабиотический ток»), и А. А. Ухтомский связывали умеренное по величине местное возбуждение с повышением возбудимости субстрата, а сильное, доведенное до «крайности» местное возбуждение — со снижением и утратой возбудимости.

Демонстрация Люкасом и Эдрианом [61] местных возбуждений (LES) в нерве при подпороговых для проводящегося ответа раздражениях и от-

крытие Шеррингтоном и Экклсом [64] локальных состояний возбуждения и локальных состояний торможения в нервных центрах (CES и CIS) обусловили всеобщее признание важной роли местных процессов в нервной деятельности. «Неявное» (скрытое) возбуждение, возникновением которого И. М. Сеченов объяснял открытые им явления временной суммации и определенный уровень местного возбуждения Н. Е. Введенского (феномен «тетанизированного одиночного сокращения», фаза возбуждения при развитии парабиоза) сближались с состоянием повышенной возбудимости центров при доминанте.

В лаборатории А. А. Ухтомского при параллельном изучении изменений порогов возбудимости, максимального ритма потенциалов действия (лабильности), рефрактерной фазы, полезного времени и величины тока покоя при развитии парабиоза в альтерируемом участке нерва были показаны двухфазные изменения лабильности, тока покоя, рефрактерной фазы и полезного времени при обычно трехфазных изменениях возбудимости, константы аккомодации, скорости проведения и латентного периода. При низком исходном уровне лабильности и поляризации возбудимость изменялась параллельно изменениям лабильности и поляризации, при высоком исходном уровне лабильности и поляризации возбудимость изменялась в диаметрально противоположном направлении. Эти данные позволили развить поляризационно-деполяризационную теорию раздражения [13] и установить оптимальную зависимость возбудимости от уровня лабильности и поляризации. Позже весь процесс развития парабиоза стал рассматриваться как смена анэлектротонической фазы («продромической», гиперполяризационной) катэлектротонической (фазой повышенной возбудимости, оптимальной поляризации и возникновения авторитмичности, возбуждения), а затем фазой катодической депрессии (деполяризационным, запредельным, пессимальным торможением, соответствующим фазе местного стойкого возбуждения, парабиоза) [14, 15]. Состояние доминанты характеризовалось «катэлектротоническим синдромом».

Ллойд [67] состояние возбуждения идентифицировал с состоянием катэлектротона, а состояние торможения — с состоянием анэлектротона. Деполяризационное, пессимальное, запредельное торможение в течение длительного времени рассматривалось лишь как патологическое торможение, не характерное для нормальной координации рефлексов. Однако в связи с новыми экспериментальными фактами, демонстрировавшими деполяризационную природу пресинаптического торможения, а затем и деполяризационный характер ряда постсинаптических тормозных состояний нейронов, пришлось признать нормальное значение не только гиперполяризационного, но и деполяризационного торможения.

Для развития представлений о зависимости уровня поляризации мембран от величины физиологической лабильности важное значение имели исследования Е. К. Жукова, показавшего параллелизм изменений лабильности и поляризации [21, 22], и работы Д. Г. Квасова, демонстрировав-

шие возможность создания катодической депрессии в нервном волокне толчками тока короткой (2—3 мс) длительности [27] («кратковременный парабиоз»). Д. Г. Квасову же принадлежит заслуга открытия того факта, что «авторитмичность» возникает лишь при оптимальном уровне деполяризации [26]. Феномен замыкательного тетануса Пфлюгера и размыкательного тетануса Риттера выявляется лишь при определенной силе поляризующего тока. Как более слабые, так и более сильные значения постоянного тока не вызывают феномена множественного разряда.

Уже после кончины А. А. Ухтомского в ряде лабораторий, в том числе и в нашей, в условиях микроэлектродного отведения внутриклеточных потенциалов была демонстрирована оптимальная зависимость возбудимости живых мембран от уровня их поляризации [42, 46, 65, 66]. Ученик А. А. Ухтомского проф. В. С. Русинов разработал методику создания доминантных очагов повышенной возбудимости в коре больших полушарий в условиях макрополяризации ее поверхности [40]. Сочетанное применение микроэлектродного фокального и макроэлектродного суммарного отведения биоэлектрических потенциалов позволило показать связь возникновения авторитмичности с повышением уровня возбудимости в нейронах и аксонах. Выявлен тот факт, что сопряженные изменения возбудимости центров, в частности феномены сопряженного торможения при доминантных процессах, являются эффектом активации не только специализированных нейронов и синапсов, но и эффектом фазного действия неспециализированных синапсов. Эфаптические электротонические влияния оказались эффективными для ближайших, соседних, межнейронных взаимодействий.

В проводившихся в нашей лаборатории модельных опытах на нейронах пиявок и моллюсков [23], на изолированном спинном мозгу лягушки [29] и при исследовании влияния поляризации на фоновую и вызванную нейронную активность в различных зонах коры больших полушарий [20] были получены данные о закономерных соотношениях между характером электротонических потенциалов и особенностями фоновой и вызванной нейрональной активности, показывающие условия перехода местной активности в импульсные разряды.

Своеобразное развитие принцип доминанты получил и в работах П. К. Анохина [1], выдвинувшего учение о системных процессах мозга, в котором «функциональные констелляции центров» А. А. Ухтомского и механизмы взаимодействия центров — участников этой констелляции, описанные А. А. Ухтомским, были пополнены данными о роли обратных связей и специальных высших центральных аппаратов управления — афферентного синтеза и акцептора результатов действия, связанных, так же как и феномены «опережающего возбуждения», с длительным хранением специфических следов прежних раздражений в высших этажах нервной системы.

Отмечая значение не только принципа конвергенции, но и принципа дивергенции (у Шеррингтона принцип перекрытия) в строении нервной

системы для понимания механизма координации рефлексов, А. А. Ухтомский показал, что центры, связанные с антагонистическими мышцами, могут работать не только как антагонисты, но и как синергисты. Акты координации происходят в местах встречи и взаимодействия импульсов из разных источников, причем богатство коллатералей обеспечивает возможность «функциональной конвергенции» в самых различных участках центральной нервной системы. Эффекты взаимодействия импульсов в зонах конвергенции определяются не только количеством и специализацией связей нейронов и синапсов, не только морфологически закрепленной генетической программой, но и состоянием взаимодействующих центров, текущими афферентными и межцентральными, в том числе супрасегментальными, влияниями и следовыми явлениями.

Весьма важны факты, добытые при изучении фазного влияния раздражителей, в частности синаптической активации, на нейроны. Давно подмеченные трофические влияния слабой асинхронной импульсации на клетки, изучавшиеся как в лаборатории А. А. Ухтомского (этап лабилизации при развитии парабиоза) [12, 13, 55], так и в лаборатории Д. Н. Насонова (феномены увеличения времени переживания клеток при слабых раздражениях, начальная нативация при развитии паранекроза) [37], позволили рассматривать в качестве механизма, определяющего уровень поляризации мембран, изменения скорости входящих и выходящих ионных потоков (физиологической лабильности), в свою очередь обусловленные конформационными изменениями нативных белков мембраны и работой ионных помп (активного ионного транспорта). При слабых и оптимальных раздражениях усиливается активный ионный транспорт и уровень поляризации мембран. Изучение феноменов деафферентации, децентрализации и денервации [17, 47] позволило оттенить тот факт, что феномены парабиоза Н. Е. Введенского и развитие деполяризационного торможения могут возникать не только при чрезмерном раздражении, но и при выключении трофического действия слабых и оптимальных раздражений.

Были выдвинуты понятия порога и диапазона специфического действия раздражителей, что важно для понимания эффектов действия специализированных и неспециализированных механизмов координации и регуляции. Оптимальный уровень лабильности и поляризации, необходимый для возникновения возбуждения, не только вскрывает сущность закона оптимальной величины раздражения, необходимой для вызова возбуждения [6], но и показывает пути эволюции тормозных процессов, механизмы адаптации и субординационных влияний. Накопилось много фактического материала, показывающего, что «более экономное» гиперполяризационное торможение, состояние физиологической адаптации, «внутреннее» торможение И. П. Павлова, состояние физиологического покоя связаны с увеличением лабильности и поляризации нейронов, что А. А. Ухтомский рассматривал как эволюционное достижение [56]. Для ранних этапов фило- и онтогенетического развития характерен деполяризационный характер тормозных

процессов, и лишь в процессе эволюции в связи с возрастанием лабильности и поляризации возникает гиперполяризационное торможение, развиваются процессы адаптации и возможность организации физиологического покоя и подавления авторитмичности.

Данные эволюционной и патологической физиологии и клинические наблюдения хорошо иллюстрируют различные механизмы тормозных процессов, используемых в процессах регуляции и управления при различных состояниях нейронных групп. Оптимальная зависимость уровня возбудимости от значений физиологической лабильности и величины поляризации мембранных локусов выступает в эффектах как специализированных, так и неспециализированных механизмов регуляции. А. А. Ухтомский наблюдал, что на диффузно иррадиирующие (асинхронные) импульсы в нервной системе нейронные группы с повышенной возбудимостью отвечают импульсными разрядами, а нейроны со сниженной возбудимостью — затормаживаются [49]. Экономизирующее значение процессов дифференциации и специализации нейронов выступает не только в рефлекторных актах, управляемых генетической программой нервной деятельности, но и в рефлекторных актах, управляемых нейрональной программой, связанной с наличием долгосрочной нейрональной памяти специализированных нейронов высших этажей нервной системы, и прежде всего в нейронах ассоциативных зон коры. Именно эти нейроны обеспечивают хранение информации (память), аналитико-синтетические процессы («узнавание» и обобщение в результате сопоставления текущей информации со следами прежних информационных воздействий), они обеспечивают выработку новых навыков, умений, новых системных реакций, обеспечивают и предупредительную ориентировку в среде. И именно с этими нейронными ансамблями связаны процессы тонкого управления и репродукции доминантных состояний.

В настоящее время следует четко различать принцип доминанты как комплекс основных закономерностей нервной деятельности, которому подчинены все нервные акты, и состояние доминанты как длительно текущий процесс, определяющий поведение на более или менее продолжительный отрезок времени. П. С. Купалов, особое внимание уделявший длительно текущим процессам мозга при высшей нервной деятельности, получил много фактов, иллюстрировавших возникновение состояния доминанты при формировании динамического стереотипа [31]. Интересны в этом направлении и работы А. Г. Иванова-Смоленского, давно оценившего важность принципа и состояний доминанты для понимания особенностей процессов высшей нервной деятельности [24, 25]. В нашей лаборатории ценные данные в этом плане были получены Р. С. Мнухиной [35].

Развитие учения А. А. Ухтомского об основных механизмах нервной деятельности, связанное с результатами электрофизиологических и цитоспектроскопических исследований реакций различных нейронов на синаптическую и непосредственную активацию и с изучением особенностей

межнейронных взаимодействий в различных мозговых структурах, отмечает наличие оптимальной зависимости процессов обмена веществ, реактивности и возбудимости нейрона от скорости ионных потоков через мембранные локусы (их физиологической лабильности), определяющей как уровень их поляризации, так и уровень поляризации всего нейрона. Динамика изменений функционального состояния нейрона прежде всего определяется этой оптимальной зависимостью. Характер межнейронных взаимодействий при системных процессах мозга регулируется не только генетически закрепленными специализированными механизмами управления и взаимодействия (преимущественные связи, специализированные нейроны и синапсы), но и неспециализированными механизмами (исходным уровнем поляризации, обмена и реактивности реагирующих нейронов, количественными факторами синаптической активации, афферентными и супрасегментальными влияниями) и длительно сохраняющимися специфическими следами предыдущих воздействий, способными модифицировать и даже извращать обычный эффект генетически закрепленной программы.

Специализация нейронов связана с избирательным их реагированием на раздражения определенной модальности. Избирательное реагирование, экономизирующее рефлекторную деятельность и являющееся выражением генетической или нейрональной памяти и соответствующей программы, не снимает подчиненности специализированных нейронов общим закономерностям реагирования. В реакциях специализированных нейронов помимо избирательно высокой чувствительности к определенному раздражителю подчеркнута, продлена, выпячена, выступает на передний план одна из фаз неспецифической, общебиологической фазной реакции любых живых мембран и любых живых клеток на раздражающие воздействия. Известно, что изменение состояния этих специализированных нейронов (например, смещение мембранного потенциала) или отклонения от обычной (нормальной) величины активации (например, избыточная активация) ведет к нарушению и к извращению их специфических эффектов.

Принцип оптимизации нервной деятельности и механизмы его обеспечивания намечены в трудах А. А. Ухтомского и являются предметом текущего изучения в ряде лабораторий.

Замечательные обобщения А. А. Ухтомского, данные им в последних заметках, посвященных проблеме эволюции нервной деятельности [53] и проблеме биологического равновесия в системах различного уровня развития, и его представления о роли скоростей взаимодействия (физиологической лабильности) в поддержании этого равновесия [54] намечают новые пути углубленного исследования закономерностей нервной деятельности, что весьма важно не только для физиологии, но и для запросов техники и использования в различных сферах человеческой деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., «Медицина», 1968, с. 546.
2. Беритов И. С. Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры. СПб., 1916, с. 158.
3. Васильев Л. Л. Пороговая парабиотизация нормального и альтерированного нерва. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 3. Л., 1929, с. 31—42.
4. Введенский Н. Е. (1881). О влиянии электрического раздражения блуждающего нерва на дыхательные движения у млекопитающих. — Собр. соч., т. 1. Л., Изд. ЛГУ, 1951, с. 145—164.
5. Введенский Н. Е. (1884). Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. — Собр. соч., т. 1. Л., Изд. ЛГУ, 1951, с. 11—124.
6. Введенский Н. Е. (1886). О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. — Собр. соч., т. 2. Л., Изд. ЛГУ, 1951, с. 11—299.
7. Введенский Н. Е. (1892). Соотношения между ритмическими процессами и функциональной активностью раздражаемого нервно-мышечного аппарата. — Собр. соч., т. 3. Л., Изд. ЛГУ, 1952, с. 84—94.
8. Введенский Н. Е. (1896). О взаимных отношениях между психомоторными центрами. — Собр. соч., т. 3. Л., Изд. ЛГУ, 1952, с. 158—168.
9. Введенский Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение и наркоз. — Собр. соч., т. 4. Л., Изд. ЛГУ. 1953, с. 9—148.
10. Введенский Н. Е. (1906). Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. — Собр. соч., т. 4, Л., Изд. ЛГУ, 1953, с. 202—269.
11. Голиков Н. В. Следовые реакции нервной системы в зависимости от частоты и силы предшествовавшего им раздражения. — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1927, т. 47, вып. 2, с. 33—42.
12. Голиков Н. В. Усвоение ритма раздражений нервными центрами. — Сб. работ физиол. лаб. ЛГУ. М.—Л., 1930, с. 133—138.
13. Голиков Н. В. О функциональных изменениях нерва при локальном стрихнинном отравлении. — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1933, т. 57, вып. 2, с. 1—2, 33—75.
14. Голиков Н. В. Зависимость реакций нерва на раздражение постоянным током от его функционального состояния. — Труды Ин-та мозга, Л., 1941, т. 14, с. 135.
15. Голиков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л., Изд. ЛГУ, 1950, с. 240.
16. Голиков Н. В. Проблема реактивности организма в свете физиологических исследований. — Вестн. ЛГУ, 1952, т. 10, с. 24—34.
17. Голиков Н. В. Физиологические основы теории электроэнцефалографии. — В кн.: Вопросы теории и практики электроэнцефалографии. Л., Изд. ЛГУ, 1956, с. 3—37.
18. Голиков Н. В. К теории центрального торможения. — В кн.: Гагрские беседы, т. 2. Тбилиси, 1956, с. 307—316.
19. Голиков Н. В. Роль явлений синхронизации в образовании системных реакций нервных центров. — В кн.: Проблемы физиологии и патологии ВНД. Л., 1960, с. 71—98.
20. Голиков Н. В., Кошелева Г. Г. Закономерности принципа доминанты как механизм формирования и регуляции управляющих систем мозга. — Реф. докл.

на XII съезде Всес. физиол. о-ва им. И. П. Павлова, т. 1. Л., «Наука», 1975, с. 161—162.

21. Жуков Е. К. Изменение лабильности нерва и следовые изменения его поляризации под влиянием тетанизации низкой и высокой частоты. — Тр. Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 27—52.

22. Жуков Е. К. Влияние факторов, изменяющих лабильность нерва, на характер следовых потенциалов. — Тр. Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 53—70.

23. Журавлев В. Л., Сафонова Т. А. Особенности электрических реакций различных типов чувствительных нейронов пиявки на прямую поляризацию тела клетки. — Физиол. журн. СССР, 1974, т. 60. № 7, с. 1030—1036.

24. Иванов-Смоленский А. Г. Основные проблемы патологической физиологии высшей нервной деятельности человека. М.—Л., Биомедгиз, 1933. 574 с.

25. Иванов-Смоленский А. Г. Пути взаимодействия экспериментальной и клинической патофизиологии головного мозга. М., «Наука», 1965. 496 с.

26. Квасов Д. Г. Множественный ответ нерва на постоянные раздражения (феномены Риттера и Пфлюгера). — Усп. совр. биол. 1937, т. 7, вып. 1, с. 67—88.

27. Квасов Д. Г., Зеберг Р. О скорости исчезновения катодического блока в нерве.— Бюл. эксп. биол. и мед., 1948, т. 6, вып. 6, с. 642—645.

28. Кеннон В., Розенблют А. Повышение чувствительности денервированных структур. М., ИЛ, 1951. 262 с.

29. Кошелева Г. Г., Смоленцева Р. В. Функциональная устойчивость сгибательного рефлекса и ее зависимость от надсегментарных влияний. — Физиол. журн. СССР, 1969, т. 55, № 5, с. 521—528.

30. Кунстман К. И., Орбели Л. А. О последствиях деафферентации задней конечности у собак. — Изв. Науч. ин-та им. Лесгафта, 1924, т. 9, вып. 2, с. 187—195.

31. Купалов П. С., Обухова Г. П., Хананашвили М. М. Новые данные о структурной организации сложной зрительной функции в коре больших полушарий. — В кн.: Гагрские беседы, т. 4. Тбилиси, 1963, с. 171—176.

32. Ливанов М. Н. Анализ биоэлектрических колебаний в коре головного мозга кролика. — Сов. невропатол., психиатр. и психогиг., 1934, т. 3, вып. 11—12, с. 98—115.

33. Ливанов М. Н. Мозаика потенциалов больших и малых участков коры головного мозга кролика. — В кн.: Пробл. совр. физиологии нервной и мышечной систем. Тбилиси, 1956, с. 141—149.

34. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., «Наука», 1972, с. 182.

35. Мнухина Р. С. Электроэнцефалографическое исследование условнорефлекторных реакций и их анализ в свете теории Н. Е. Введенского. Л., Изд. ЛГУ, 1964. 158 с.

36. Можаева Г. Н. К вопросу о методах отведения местной электрической реакции нерва. — Биофизика, 1958, т. 3, вып. 1, с. 31—37.

37. Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. Л., «Наука», 1969. 434 с.

38. Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., Изд. АН СССР, 1949. 801 с.

39. Павлов И. П. (1923). Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности. М., «Наука», 1973, с. 289—298.

40. Русинов В. С. Проблема стационарного возбуждения и изменения постоянного потенциала в коре большого мозга при доминанте и образовании услов-

ного рефлекса. — Журн. высш. нерв. деят., 1961, т. 2, вып. 5, с. 776—797.
41. Русинов В. С. О переходе доминанты в торможение. — В кн.: Рефлексы головного мозга. М., «Наука», 1965, с. 127—128.
42. Сафонова Т. А. Величина порога и латентный период мышечного волокна лягушки. — Вестн. ЛГУ, 1966, № 9, с. 106—112.
43. Сеченов И. М. (1864). Рефлексы головного мозга. — Избр. произв. М., 1953, с. 31—117.
44. Сеченов И. М. (1868). Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки. — Избр. произв., т. 2. М., Изд. АН СССР, 1956, с. 554—607.
45. Сологуб М. И. Электрофизиологические показатели лабильности нерва и их изменения при развитии парабиоза. — Вестн. ЛГУ, 1957, № 13, с. 97—119.
46. Сологуб М. И. Внутриклеточные потенциалы действия и лабильность нервной чувствительной клетки. — Физиол. журн. СССР, 1965, т. 51, № 11, с. 1291—1300.
47. Степушкина Т. А. Влияние частичного ограничения притока афферентных импульсов на функциональное состояние коры головного мозга. — Вестн. ЛГУ, 1962, т. 15, вып. 3, с. 76—85.
48. Ухтомский А. А. (совместно с Введенским Н. Е.) (1909). Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва. — В кн.: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 5—30.
49. Ухтомский А. А. (1911). О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. — Собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 31—162.
50. Ухтомский А. А. (1923). Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 163—172.
51. Ухтомский А. А. (1924). Доминанта и интегральный образ. — Собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 186—196.
52. Ухтомский А. А. (1927). Парабиоз и доминанта. — Собр. соч., т. 1. Л., 1951, с. 232—292.
53. Ухтомский А. А. (1928). Усвоение ритма в свете учения о парабиозе. — Собр. соч., т. 2. Л., 1952, с. 33—34.
54. Ухтомский А. А. (1935). Великий физиолог. — Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 162—167.
55. Ухтомский А. А. (1936). Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов. — Собр. соч., т. 2. Л., 1952, с. 94—100.
56. Ухтомский А. А. (1937). Физиологический покой и лабильность как биологические факторы. — Собр. соч., т. 2. Л., 1952, с. 122—135.
57. Ухтомский А. А. (1942). Система рефлексов в восходящем ряду. — Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 228—231.
58. Ухтомский А. А. (1942). Физиологическая лабильность и равновесие. — Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 170—201.
59. Ухтомский А. А. (1945). Очерк физиологии нервной системы. — Собр. соч., т. 4. Л., 1954, с. 1—230.
60. Фессар А. Механизмы межнейронной синхронизации и их нарушения при эпилептическом припадке. — Тр. I Моск. мед. ин-та, т. 11, М., 1961, с. 239—255.
61. Adrian E. D., Lucas K. On the summation of the propogated disturbances in nerve and muscle. — J. Physiol., 1912, v. 44, N 1—2, p. 68—124.
62. Boubnoff N., Heidehain R. Über Erregungs und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirnzentren. — Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1881, Bd 26, S. 137—200.

63. Dotterweich H. Das biologische Gleichgewicht und sein Bedeutung für die Hauptproblem der Biologie. Jena, 1940.
64. Eccles J. G., Sherrington Ch. S. Studies on the flexor reflexes. — Proc. Roy. Soc., London, 1931, v. 107B, p. 511—605.
65. Jenerick H. P., Gerard R. W. Membrane potential and threshold of single muscle fibres. — J. Cell. a. Comp. Physiol., 1953, v. 42, N 1, p. 79—102.
66. Li-Cho-Lu-Chou, Shelly N., Saxton H. Basic mechanisms of single cell discharge in the cerebral cortex. — Epilepsia, 1961, v. 2, N 1, p. 13—21.
67. Lloyd D. P. C. After currents, after potentiales, excitability and ventral root electrotonus in spinal motoneurones. — J. Gen. Physiol., 1951, v. 35, N 2, p. 289—321.
68. Monnier A. M., Jasper H. Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination. Analogie avec l'électrotonus. — C. r. Soc. biol., 1932, v. 110, p. 547—549.
69. Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. London, 1906.
70. Sherrington Ch. S. On plastic tonus and proprioceptives reflexes. — Quart. J. Exp. Physiol., 1909, v. 2, p. 109—156.

ОСНОВНЫЕ ДАТЫ ЖИЗНИ И ДЕЯТЕЛЬНОСТИ А. А. УХТОМСКОГО

1875, 13 (25) июня. Родился в семье князя Алексея Николаевича Ухтомского и его жены Антонины Федоровны в их имении (село Вослома Арефинской вол. Рыбинского уезда Ярославской губ.).

1876, осень. Взят на воспитание теткой Анной Николаевной Ухтомской и увезен в Рыбинск.

1882—1888. Учился в Рыбинской гимназии и окончил 5 классов.

1888—1894. Учился в Нижегородском кадетском корпусе.

1894—1898. Студент Словесного отделения Московской духовной академии в Троице-Сергиевом посаде (ныне г. Загорск).

1898, осень. Защитил кандидатскую диссертацию по богословию.

1899. Поступил на восточный факультет С.-Петербургского университета по еврейско-арабскому разряду.

1900, осень. Был переведен на естественное отделение физико-математического факультета С.-Петербургского университета.

1902, весна. Начал работать в физиологической лаборатории акад. Ф. В. Овсянникова, вскоре перешел на кафедру физиологии университета к проф. Н. Е. Введенскому.

1903. Опубликовал первую работу по физиологии «О влиянии анемии на нервно-мышечный аппарат». Решением Ученого совета университета был награжден за нее премией в память I съезда русских естествоиспытателей и врачей.

1904. Участвуя в демонстрации опыта на собаке на лекции Н. Е. Введенского, сделал важное наблюдение — подготовка к дефекации тормозит сокращения мышц лап при раздражении индукционным током пунктов двигательной зоны коры больших полушарий. Проблема иррадиации возбуждений и роли их конфликта в координации стала стержнем его многолетней работы.

1906. Закончил с дипломом I степени обучение в университете и был назначен лаборантом физиологического кабинета.

1907—1910. Работал секретарем Биологического отделения Общества охранения народного здравия, где прочитал много докладов.

1909. Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский опубликовали статью «Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва», где обосновали динамическую схему реципрокных отношений в центральной нервной системе.

1910—1912. Преподавал анатомию и физиологию на Курсах физического воспитания, основанных П. Ф. Лесгафтом.

1911. Защитил магистерскую диссертацию на тему «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний», где обосновал новый структурно-динамический подход к анализу работы мозга и предложил концепцию «господствующей цепи возбуждений» как динамического органа поведения.

1912. Был утвержден приват-доцентом университета и читал для биологов курс лекций «Методы нервной и мышечной физиологии».

1912—1919. Период напряженных теоретических исследований и серьезного знакомства с достижениями физики, нейрофизиологии, биологии, психологии и психиатрии.

1914. По поручению проф. Н. Е. Введенского читал биологам физико-математического отделения разделы курса общей физиологии.

1919—1925. Преподавал на рабфаке Петроградского-Ленинградского университета анатомию и физиологию животных и человека.

1919. Утвержден Наркомпросом РСФСР в звании профессора университета.

1920. Пролетарское студенчество университета избрало бывшего князя своим депутатом в Петросовет VI созыва.

1920. Назначен заведующим физиологической лабораторией Естественно-научного института в Петергофе, где с группой студентов экспериментально обосновывал новый принцип доминанты.

1921. Опубликовал статью «К определению рефлекса», где критиковал мнение психологов, будто бы рефлексы направлены только на отстранение организма от воздействия среды и ее факторов.

1923. Утвержден преемником умершего Н. Е. Введенского — профессором кафедры физиологии человека и животных университета.

1923. Опубликовал первую статью «Доминанта как рабочий принцип нервных центров».

1923—1927. Опубликовал с сотрудниками и учениками несколько экспериментальных работ, посвященных принципу доминанты, и несколько статей теоретического характера.

1924. Организовал новую специальность — физиологию труда — и несколько лабораторий на заводах и фабриках Ленинграда. Начал читать курс лекций на тему «Физиология двигательного аппарата».

1924—1927. Осуществил большую реорганизацию на биологическом отделении ЛГУ: были созданы кафедры и лаборатории по новым специальностям, приглашены крупные биохимики, биологи и биофизики для преподавания и научной работы.

1925—1929. Руководил биологическим отделением Ленинградского университета.

1926. Прочитал доклад «Закон „всё или ничего“» на II Всесоюзном съезде физиологов.

1927. Напечатал большую теоретическую работу «Парабиоз и доминанта» и курс лекций «Физиология двигательного аппарата».

1928. Прочитал доклад, в котором обосновал новый принцип деятельности нервной системы — усвоение ритма раздражений, на III Всесоюзном съезде физиологов.

1930—1938. Президент Ленинградского общества естествоиспытателей, организовал издание работ Н. Е. Введенского и регулярный выпуск Трудов общества.

1932. За исследования в области нейрофизиологии был удостоен премии им. В. И. Ленина (см.: Правда, № 4 от 4 янв. 1932 г.).

1932, осень. Избран членом-корреспондентом Академии наук СССР.

1933. Опубликовал книгу «15 лет советской физиологии», в которой широко осветил прогресс в физиологической науке после 1917 г. и показал выдающиеся достижения школы И. П. Павлова, школы Н. Е. Введенского и других направлений физиологии, а также физиологии труда и спорта, биохимии и фармакологии.

1934. Утвержден проект А. А. Ухтомского об организации Физиологического института при Ленинградском университете, и он был назначен его директором.

1934. Прочитал проблемный доклад «Возбуждение, утомление, торможение», анализируя переходы от утомления к торможению и обратно, на V Всесоюзном съезде физиологов.

1935. Избран действительным членом Академии наук СССР. Опубликовал работу «Физиологический институт Ленинградского университета в истории своего возникновения», в которой осветил логическую связь исследований И. М. Сеченова, Н. Е. Введенского и их последователей.

1935. Активно участвовал в заседаниях XV Международного конгресса физиологов в Ленинграде и Москве, прочитал доклад «Физиологическая лабильность и акт торможения».

1936. Опубликовал книгу «XV Международный конгресс физиологов», где представил глубокий анализ состояния отечественной и мировой физиологии; теоретическую работу «Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов», в которой обосновал представление о циклической доминанте речи, где различные центры — участники речи — усваивают некоторый оптимальный ритм активности и обеспечивают плавность речи.

1937. Опубликовал работу «Физиологический покой и лабильность как биологические факторы», где обосновывается представление об «оперативном покое» как состоянии исследовательской доминанты.

1937—1941. Активно содействовал П. И. Гуляеву и Е. К. Жукову в проведении экспериментов по изучению нелинейных колебаний и моделирования открытий Н. Е. Введенского.

1938. В статье «Об условно-отраженном действии» охарактеризовал развитие рефлекторной теории от Декарта до И. П. Павлова и в образной форме осветил диалектику переходов актов поведения человека в онтогенезе.

1941, март. Выступил с докладом «О новых задачах физиологии труда» на совещании передовиков завода «Скороход» с физиологами труда.

1941, лето и осень. Организовал эвакуацию многих учеников и сотрудников в Елабугу и Саратов, с оставшимися в Ленинграде проводил эксперименты по изучению травматического шока. Руководил семинаром для аспирантов и сотрудников, где прочитал реферат книги немецкого биолога Доттервайха, посвященной проблеме равновесия в теоретической биологии.

1941, 2 декабря. Выступил с речью в Актовом зале ЛГУ на заседании, посвященном 50-летию со дня сдачи экзаменов по юридическому факультету В. И. Ульяновым-Лениным.

1942, лето. Будучи неизлечимо больным, подготовил к печати курс лекций по физиологии нервной системы и позже написал 15 тезисов под названием «Система рефлексов в восходящем ряду», где обрисовал процесс эволюции структуры и функции головного мозга животных для конференции в Институте экспериментальной медицины в память И. П. Павлова.

1942, 31 августа. А. А. Ухтомский скончался от раковой опухоли пищевода. Похоронен на Волковом кладбище, рядом с могилами Н. А. Добролюбова, В. Г. Белинского, Г. В. Плеханова и П. Ф. Лесгафта.

БИБЛИОГРАФИЯ ТРУДОВ А. А. УХТОМСКОГО

СТАТЬИ, МОНОГРАФИИ, УЧЕБНИКИ, ДОКЛАДЫ

О влиянии анемии на нервно-мышечный аппарат. — Pflüg. Arch., 1903, Bd 100, S. 190; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 5—20.

Об изменениях раздражительности мышц под влиянием утомления. — Труды IX Пироговск. съезда, т. 1. СПб., 1904, с. 93—96; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 5—7.

К вопросу о потребности нерва в кислороде. (Совместно с А. Дерновым). — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1907, т. 2, с. 209—225; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 21—30.

Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва. (Совместно с Н. Е. Введенским). — Работы Физиол. лаб. СПб. ун-та, 1909, т. 3, с. 145—184; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 5—30.

Интегрирующая деятельность нервной системы по Шеррингтону. — Изв. СПб. биол. лаб., 1909, т. 10, вып. 4, с. 49—86; Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 13—38.

О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Магист. дис. Юрьев, 1911, с. 177—392; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 32—162.

Предисловие редактора. — В кн.: Введенский Н. Е. Курс физиологии животных и человека, ч. 1, вып. 2. СПб., 1914, с. III—IV; а также в кн.: Введенский Н. Е. Собр. соч., т. 5. Л., 1956.

К определению рефлекса. — Рус. физиол. журн., 1921, т. 3, вып. 1—5, с. 20—22; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 7—8.

Телефон как раздражитель. — Рус. физиол. журн., 1921, т. 3, вып. 1—5, с. 22—24; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 9—10.

Простая механическая модель для демонстрации работы миофибриллы в перистой мышце (с демонстрацией). — Рус. физиол. журн., 1922, т. 5, вып. 4—6, с. 280—283; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 162—163.

Николай Евгеньевич Введенский и его научное дело. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 5—20; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 11—19.

Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 31—45; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 163—172.

Сенсорная и моторная доминанта в спинном мозгу лягушки. (Совместно с И. И. Капланом). — Рус. физиол. журн., 1923, т. 6, вып. 1—3, с. 71—88; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 173—185.

Инстинкт и доминанта. — Науч. изв. Смоленск. гос. ун-та, 1923, т. 1, с. 99—101; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 186—188.

Доминанта и интегральный образ. — Врач. газ., 1924, № 2, с. 26—29; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 189—196.

Об инерции доминанты. (Совместно с М. И. Виноградовым). — Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова. Л., 1924, с. 47—53; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 202—207.

Торможение вслед за возбуждением. (Совместно с И. А. Ветюковым). — В кн.: Новое

в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 51—59; Собр. соч., т. 5. Л., 1954. с. 20—25.

Принцип доминанты. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 1. Л., 1925, с. 60—65; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 197—201.

Особый вид тонических реакций в конечностях человека. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1925, т. 1, вып. 2, с. 117—121; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 163—165.

Лаборатория физиологии животных. — Тр. Петергофск. ест.-науч. ин-та, 1925, № 1, с. 66—68.

О состоянии возбуждения в доминанте. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 3—15; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 208—220.

О дренаже возбуждений. — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 2. Л., 1926, с. 48—58; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 221—231.

Закон «всё или ничего». — Труды II Всес. съезда физиологов. Л., 1926, с. 10—11; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 31—32.

Парабиоз и доминанта. — В кн.: Ухтомский А. А., Васильев Л., Виноградов М. Учение о парабиозе. М., 1927, с. 5—85; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 232—292.

Доминанта как фактор поведения. — Вестн. Комакадемии, 1927, кн. 22, с. 215—242; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 293—315.

Физиология двигательного аппарата, ч. 1. Л., 1927. 168 с.; Собр. соч., т. 3. Л., 1951, с. 5—161.

Утомление. — БСЭ, т. 56. Изд. 1-е. М., 1928, с. 420—424.

Усвоение ритма в свете учения о парабиозе. — Труды III Всес. съезда физиологов. М.—Л., 1928, с. 104—106; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 33—34.

Раздражитель и возбуждение с точки зрения эндокринологии и физиологии нервной системы. — Вестн. эндокринол., 1928, т. 2, № 6 (12), с. 481—487; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 319—324.

Предисловие. — В кн.: Перепель И. А. Психоанализ и физиологическая теория поведения. Л., 1928, с. 1—9; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 316—318.

Введенский Николай Евгеньевич. — БСЭ, т. 9. Изд. 1-е. М., 1928, стлб. 115—116.

О некоторых новых чертах парабиотического состояния. — Труды IV Всес. съезда физиологов. Тез. и автореф. докл. Харьков, 1930, с. 239—241.

О некоторых новых чертах парабиоза. — Труды Петергофск. ест.-науч. ин-та, 1930, № 7, с. 3—31; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 35—53.

Физиология в Советской России за 15 лет. — Природа, 1932, № 11—12, с. 1155—1184.

О резонантной теории нервного проведения. — Природа, 1933, № 2, с. 18—22.

15 лет советской физиологии. М.—Л., 1933. 97 с.; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 30—120.

Проблема стационарного возбуждения. — Труды Юбил. сессии АН СССР, посвящ. XV годовщине Октябрьской революции (ноябрь 1932 г.). Л., Изд. АН СССР, 1933, с. 359—368; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 54—61.

Марксизм и естествознание. — Природа, 1933, № 5—6, с. 6—7; Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 12—13.

Возбуждение, утомление, торможение. — Труды V Всес. съезда физиологов. М., 1934; Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, вып. 6, с. 1114—1127; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 65—67.

О показателе лабильности (функциональной подвижности) физиологических приборов. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1934, № 14, с. 3—9; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 78—83.

Физиологический институт Ленинградского университета в истории своего возникновения. — Объединенный выпуск двух журналов: Физиол. журн. СССР, т. 19, вып. 1 и Усп. совр. биол., т. 4, вып. 4—5; 1935, с. 307—339; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 120—152.

Лабильность как физиологический фактор. — В кн.: Проблемы биологии и медицины. Сб., посвящ. Л. С. Штерн. М., 1935, с. 239—244; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 88—93.

Физиологическая лабильность и акт торможения. (Докл. на пленарном заседании

XV Междунар. конгр. физиологов). — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1935, т. 64, вып. 3, с. 277—282; Физиол. журн. СССР, 1936, т. 21, с. 1068; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 84—87.

На XV Международном конгрессе физиологов. — Природа, 1935, № 10, с. 1—24.

Программа по общему курсу физиологии для биологов II курса. Изд. ЛГУ, 1945. 4 с.

Доминанта. — БСЭ, т. 23. Изд. 1-е. М., 1936, стлб. 130—140; Собр. соч., т. 1. Л., 1950, с. 325—328.

XV Международный конгресс физиологов. М.—Л., Изд. АН СССР, 1936. 71 с.; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 153—162 (сокращенный текст).

Старейшина физиологов мира. — Ленингр. правда, № 48 от 28 февр. 1936.

Великий физиолог. (Памяти И. П. Павлова). — Природа, 1936, № 3, с. 10—14; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 162—168.

Лабильность как условие срочности и координирования нервных актов. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1936, № 17, с. 3—9; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 94—100.

Предварительные данные для составления плана частной методики преподавания физиологии в ЛГУ. — Матер. по методике университетского преподавания, сб. 1. Изд. ЛГУ, 1936, с. 16—21.

Электротонус. — БМЭ, т. 35. Изд. 1-е. М., 1936, стлб. 365—367.

Электрофизиология. — БМЭ, т. 35. Изд. 1-е. М., 1936, стлб. 367—371.

Н. Е. Введенский. По поводу 15-летия со дня кончины. — Физиол. журн. СССР, 1937, т. 23, вып. 2, с. 183—186; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 168—171.

О современном положении школы Н. Е. Введенского. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 3—14; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 110—121.

Заметка по поводу работы А. Т. Инджикяна над разграничением физиологического покоя и торможения. — Труды Физиол. ин-та ЛГУ, 1937, № 18, с. 97—99.

Физиологический покой и лабильность как биологические факторы. (Первая лекция в честь И. П. Павлова, 2 марта 1937 г.). — Учен. зап. ЛГУ, 1937, т. 3, № 17, с. 213—226; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 122—135.

Из истории учения о нервном торможении. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп. 1937, т. 66, вып. 4, с. 469; Природа, 1937, № 10, с. 164—170; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 101—109.

Из текущей проблематики в наследстве Н. Е. Введенского. — VI Всес. съезд физиологов (Тбилиси, октябрь 1937 г.). Тез. докл. Изд. ЛГУ, 1937. 4 с.; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 152—154.

Университетская школа физиологов в Ленинграде за 20 лет советской жизни. — Физиол. журн. СССР, 1937, т. 23, вып. 4—5, с. 389—427; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 172—221.

«Завещание» Н. Е. Введенского. (Вторая лекция в честь И. П. Павлова 5 марта 1938 г.). М., II Моск. гос. мед. ин-т, 1938. 7 с.; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 148—151.

О нервно-гуморальных соотношениях. — Физиол. журн. СССР, 1938, т. 25, вып. 6, с. 767—778; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 136—147.

Об условно-отраженном действии. — Физиол. журн. СССР, 1938, т. 25, вып. 1—2, с. 379—385; Собр. соч., т. 5. Л., 1954, с. 221—227.

Методический план развития общего курса физиологии в Ленинградском государственном университете. — Учен. зап. ЛГУ, 1939, № 41, сер. биол. наук, вып. 10, с. 181—194.

Физиология нервной системы. — БСЭ, т. 41. Изд. 1-е. М., 1939, стлб. 721—727 (раздел статьи «Нервная система»).

Некоторые сближения и перспективы в учении о физиологическом возбуждении. — Физиол. журн. СССР, 1940, т. 29, вып. 4, с. 238—242; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 155—159.

Параметр физиологической лабильности и нелинейная теория колебаний. (Совместно с П. И. Гуляевым). — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1940, т. 67, вып. 1, с. 3—10; Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 160—166.

Что такое память. — Вестн. знания, 1940, № 3, с. 45—46; Собр. соч., т. 6. Л., 1961, с. 131—132.

РАБОТЫ А. А. УХТОМСКОГО, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПОСЛЕ ЕГО СМЕРТИ

Система рефлексов в восходящем ряду. (15 тезисов доклада на научной сессии ВИЭМ, посвященной памяти И. П. Павлова в связи с 93-летием со дня его рождения). — Труды сессии ВИЭМ, Л., 1942, с. 5—8; Собр. соч., т. 5. Л., 1954. с. 228—231.

Очерк физиологии нервной системы. — Собр. соч., т. 4. Л., 1945. 220 с. Изд. 2-е: Л., 1954. 221 с.

Ансамбль возбуждения и электрон. — Учен. зап. ЛГУ, 1950, № 123, сер. биол. наук, вып. 22, с. 35—55; Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 154—165.

Проблема физиологической лабильности (1939). — Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 167—171.

Об одном новом факте физиологии парабиотического участка. (Совместно с П. И. Гуляевым, 1941); Собр. соч., т. 2. Л., 1951, с. 172—179.

Конспект речи о В. И. Ленине, произнесенной 2 декабря 1941 г. на заседании ученого совета ЛГУ, посвященной 50-летию сдачи В. И. Ульяновым госэкзаменов по юридическому факультету. См.: Меркулов В. Л. Конспект одной речи о Ленине. — Вестн. АН СССР, 1958, № 4, с. 81—83. Собр. соч., т. 6. Л., 1962, с. 8—9.

Доминанта. Л., «Наука», 1966, с. 236—265 (комментарии В. Л. Меркулова).

Письма. — В кн.: Пути в незнаемое. М., «Сов. писатель», 1973, с. 381—436 (статья и комментарии Е. И. Бронштейн-Шур).

Из архива А. А. Ухтомского. («Запись на полях поэмы А. Блока „Возмездие“» и другие материалы). — Природа, 1975, № 9, с. 30—35 (с примечаниями В. Л. Меркулова).

Из неопубликованных материалов. — В кн.: Нервная система, вып. 17. ЛГУ, 1976, с. 3—9 (с примечаниями В. Л. Меркулова).

Собрание сочинений в 6 томах. Л., Изд. ЛГУ, 1950—1962: т. 1 — 1950, 328 с.; т. 2— 1951, 180 с.; т. 3 — 1951, 165 с.; т. 4 — 1945, 220 с. (изд. 2-е, 1954, 221 с.); т. 5— 1954, 231 с.; т. 6 — 1962, 212 с.

ЛИТЕРАТУРА
О НАУЧНОЙ И ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
А. А. УХТОМСКОГО [1]

Айрапетьянц Э. Ш. Доминанта. — БСЭ, т. 15. Изд. 2-е. М., 1952, с. 74.

Айрапетьянц Э. Ш. Алексей Алексеевич Ухтомский. Личность великого ученого (биографические эскизы). — В кн.: Айрапетьянц Э. Ш., Голиков Н. В., Ананьев Б. Г. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. К 90-летию со дня рождения. М.—Л., «Наука», 1965, с. 7.

Айрапетьянц Э. Ш. Алексей Алексеевич Ухтомский. Л., Изд. ЛГУ, 1969. 61 с.

Айрапетьянц Э. Ш. Жизнь и творчество А. А. Ухтомского. (К 100-летию со дня его рождения). — Журн. эвол. биохим. и физиол., 1975, т. 11, № 3, с. 213.

Ананьев Б. Г. Гносеологическая и психологическая характеристика принципа доминанты. — В кн.: Айрапетьянц Э. Ш., Голиков Н. В., Ананьев Б. Г. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. К 90-летию со дня рождения. М.—Л., «Наука», 1965, с. 44.

Аршавский И. А. Памяти академика А. А. Ухтомского. — Журн. невропатол. и психиатр., 1943, вып. 1, с. 63.

Аршавский И. А. Алексей Алексеевич Ухтомский (1875—1942). — В кн.: Люди русской науки. Очерки о выдающихся деятелях естествознания и техники, т. 2. М.—Л., 1948, с. 849.

Аршавский И. А. Алексей Алексеевич Ухтомский (1875—1942). — Бюл. эксп. биол. и мед., 1950, т. 30, № 7. с. 3.

Аршавский И. А. Н. Е. Введенский. М., Медгиз, 1950 (о научной деятельности А. А. Ухтомского см. с. 50—80, 87—91, 94—102 и 115—120).

Аршавский И. А. Взгляды А. А. Ухтомского в общебиологической оценке роли скелетной мускулатуры и проблема обоснования принципов и задач эволюционной физиологии. — Журн. эвол. биохим. и физиол., 1975, т. 11, № 3, с. 218.

Аршавский И. А. Роль А. А. Ухтомского в разработке проблем врабатывания, работоспособности и утомления (особенности, характеризующие эти состояния в различные возрастные периоды). — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 869.

Беритов И. С. К развитию физиологии центральной нервной системы в Советском Союзе за 40 лет. — Физиол. журн. СССР, 1957, т. 43, № 11 (о доминанте см. с. 1021—1023).

Васильев Л. Л. Принцип доминанты в психологии. — Вестн. ЛГУ, 1950, № 9, с. 32.

Васильев Л. Л. Доминанта. — БМЭ, т. 9. Изд. 2-е. М., 1959, с. 743.

---

[1] Мы не включили в список экспериментальные работы отечественных ученых, посвященные развитию научного наследия А. А. Ухтомского — принципам доминанты, усвоению ритма и проч., здесь приводятся лишь статьи, воспоминания, некрологи, авторы которых рассматривают особенности его научного творчества.

Виноградов М. И. К истории учения о доминанте. — Сб. работ Физиол. лаб. ЛГУ, посвящ. 25-летию науч. деятельности проф. А. А. Ухтомского. М.—Л., 1930, с. 5.

Виноградов М. И. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский (1875—1942). — Усп. совр. биол., 1943, т. 16, вып. 2, с. 201.

Виноградов М. И. Творческий путь академика А. А. Ухтомского. — Вестн. ЛГУ, 1950, № 9, с. 17.

Виноградов М. И. А. А. Ухтомский. — БМЭ, т. 33. Изд. 2-е. М., 1963, с. 309.

Голиков Н. В. Концепция физиологической лабильности и ее значение для учения о регуляциях физиологических функций. — Труды Юбил. сессии ЛГУ (1819—1944). Л., 1946, с. 64.

Голиков Н. В. Значение концепций Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского для развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. — Вестн. ЛГУ, 1949, № 10, с. 50.

Голиков Н. В. Принцип доминанты в работе нервных центров как один из общих и основных законов нервной деятельности. — Вестн. ЛГУ, 1950, № 9, с. 44.

Голиков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Изд. ЛГУ, 1950 (о доминанте см. с. 180—211).

Голиков Н. В. Важнейшие проблемы, поднятые А. А. Ухтомским и их значение для современной физиологии. — В кн.: Айрапетьянц Э. Ш., Голиков Н. В., Ананьев Б. Г. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. К 90-летию со дня рождения. М.—Л., «Наука», 1965, с. 27.

Голиков Н. В. Механизмы доминанты. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 828.

Догель В. А. История развития биологических наук в Ленинградском государственном университете. — Труды Юбил. сессии ЛГУ (1819—1944). Л., 1946 (об А. А. Ухтомском см. с. 15).

Жуков Е. К. Эволюционный метод в школе Введенского—Ухтомского. — Учен. зап. ЛГУ, 1944, № 77, с. 3.

Жуков Е. К. Вопросы эволюции функций в творчестве Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского. — Вестн. ЛГУ, 1950, № 10, с. 77.

Иванов-Смоленский А. Г. Основные проблемы патофизиологии высшей нервной деятельности. М.—Л., 1933 (о доминанте см. с. 229—232, 473).

Карамян А. И. Взгляды А. А. Ухтомского об иерархической организации ЦНС в свете современных достижений эволюционной нейрофизиологии. — Журн. эвол. биоим. и физиол., 1975, т. 11, № 3, с. 218.

Квасов Д. Г. Некоторые вопросы научного дела Алексея Алексеевича Ухтомского. — Физиол. журн. СССР, 1965, т. 51, с. 631.

Косилов С. А. Значение работ А. А. Ухтомского для физиологии труда. (К 80-летию со дня рождения А. А. Ухтомского). — Гигиена и санитария, 1955, № 10, с. 7.

Косилов С. А. Трудовая доминанта и ее возрастное развитие. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 863.

Коштоянц Х. С. Очерки по истории физиологии в России. М.—Л., Изд. АН СССР, 1946 (об А. А. Ухтомском см. с. 369—375).

Куразов И. Ф. Учение о доминанте в оценке диалектического материализма. — Под знаменем марксизма, 1926, № 9—10, с. 108.

Меркулов В. Л. Конспект одной речи о Ленине. (Из архива акад. А. А. Ухтомского). — Вестн. АН СССР, 1958, № 4, с. 81.

Меркулов В. Л. Принцип доминанты и представления А. А. Ухтомского о хронотопе (временно-пространственном комплексе). — Усп. совр. биол., 1959, т. 42, вып. 2, с. 203—219.

Меркулов В. Л. Алексей Алексеевич Ухтомский. Очерк жизни и деятельности (1875—1942). Предисловие акад. Л. А. Орбели. Под ред. члена-корр. АН СССР Э. А. Асратяна. М.—Л., Изд. АН СССР, 1960. 314 с.

Меркулов В. Л. Памяти академика А. А. Ухтомского. (К 90-летию со дня его рождения). — Вестн. АН СССР, 1965, № 10, с. 151.

Меркулов В. Л. О влиянии Ф. М. Достоевского на творческие искания А. А. Ухтомского. — Вопр. философии, 1971, № 11, с. 116.
Меркулов В. Л. Проблемы воспитания и принцип доминанты А. А. Ухтомского. — В кн.: Нервная система, вып. 13. Изд. ЛГУ, 1973, с. 3.
Меркулов В. Л. О трактовке мотивации творчества отечественных натуралистов. — В кн.: Человек науки. М., «Наука», 1974 (об А. А. Ухтомском см. с. 169—172).
Меркулов В. Л. Научные контакты А. А. Ухтомского с учениками И. П. Павлова в период 1906—1942 гг. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 977.
Меркулов В. Л. Алексей Алексеевич Ухтомский (1875—1942). (К 100-летию со дня его рождения). — Природа, 1975, № 9, с. 21—30.
Мнухина Р. С. Стационарное возбуждение по А. А. Ухтомскому и его роль в механизме замыкания временной связи. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 846.
Могендович М. Р. Учение Введенского—Ухтомского и механизмы внутренней рецепции. — В кн.: К столетию со дня рождения Н. Е. Введенского. Изд. ЛГУ, 1954, с. 283.
Овчинникова (Патрина) А. К. К вопросу о проблеме целостности в трудах А. А. Ухтомского. — Вопр. философии, 1959, № 1, с. 139.
Павлов И. П. Характеристика научной деятельности А. А. Ухтомского. — Труды Арх. АН СССР, 1949, вып. 8, с. 101.
Патрина А. К. К истории нервизма в отечественной медицине. А. А. Ухтомский и его роль в развитии нейрофизиологии и теории медицины. Автореф. дис. М., 1956 (рукопись канд. дис. хранится в Центр. мед. библиотеке, М.).
Русинов В. С. Учение Н. Е. Введенского—А. А. Ухтомского о торможении и его связь с учением И. П. Павлова. — Журн. высш. нервн. деят., 1955, т. 5, с. 305.
Русинов В. С. Доминанта. Электрофизиологические исследования. М., «Медицина», 1969, с. 232.
Сержантов В. Ф. Принцип структурности и его значение в физиологии. — В кн.: Вопросы диалектического материализма в теоретической медицине. Л., ВИЭМ, 1962, с. 91 (о доминанте см. с. 126—129).
Сержантов В. Ф. Введение в методологию современной биологии. Л., «Наука», 1972 (об А. А. Ухтомском см. с. 38—39, 108, 275).
Сержантов В. Ф. Философские проблемы биологии человека. Л., «Наука», 1974 (об А. А. Ухтомском см. с. 138—139).
Сологуб Е. Б., Ажицский К. Ю., Смагин Н. В. Классические и современные аспекты формирования моторной доминанты у человека. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 838.
Сперанский А. Д. А. А. Ухтомский. (Воспоминания). — Избр. труды. М., Медгиз, 1957, с. 502.
Терехов П. Г. Выдающийся ученый и талантливый педагог А. А. Ухтомский. — Вестн. высш. школы, 1948, № 5, с. 32.
Терехов П. Г. Академик А. А. Ухтомский и Петербургский-Ленинградский университет. — Вестн. ЛГУ, 1950, № 9, с. 132.
Терехов П. Г. Материалы к биографии А. А. Ухтомского. — Физиол. журн. СССР, 1954, т. 40, с. 246.
Терехов П. Г. Алексей Алексеевич Ухтомский. (Материалы к библиографии ученых СССР). М.—Л., Изд. АН СССР, 1957.
Терехов П. Г. Выдающийся советский физиолог. Жизнь и творчество А. А. Ухтомского. — Природа, 1963, № 9, с. 86.
Уфлянд Ю. М. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. (Некролог). — Бюл. эксп. биол. и мед., 1943, № 1—2, с. 3.
Уфлянд Ю. М. Алексей Алексеевич Ухтомский — ученый, мыслитель, воспитатель молодежи. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 820.
Черниговский В. Н. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 817.

Черногоров И. А. Идеи Введенского—Ухтомского в терапевтической клинике. — Клин. медицина, 1952, т. 30, № 4, с. 49.
Чукичев И. П. О единстве теоретических позиций И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского. М., «Сов. наука», 1956, с. 110.
Шлюпикова А. В. Академик А. А. Ухтомский. Ярославль, 1968. 88 с.
Шустин Н. А. Анализ безусловных рефлексов в свете учения о доминанте. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 60, с. 855.
Ярошевский М. Г. Социально-философские проблемы науки и человека. (К 100-летию со дня рождения А. А. Ухтомского). — Вопр. философии, 1975, № 5, с. 119.
Ярошевский М. Г. А. А. Ухтомский и проблемы мотивации поведения. — Вопр. психологии, 1975, № 3, с. 3.

СОДЕРЖАНИЕ

IV. ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

ПРИЛОЖЕНИЯ

Алексей Алексеевич
Ухтомский

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

Утверждено к печати
Редакционной коллегией
серии «Классики науки»

Редактор издательства
Б. Р. Флакс

Художник
Д. С. Данилов

Технический редактор
Н. А. Кругликова

Корректоры
Г. М. Алымова,
Т. А. Румянцева,
С. И. Семиглазова

ИБ № 8606

Сдано в набор 18.11.77.
Подписано к печати 26.06.78.
М-08627. Формат $70 \times 90^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2.
Гарнитура обыкновенная.
Печать высокая.
Печ. л. $22^1/_2 + 5$ вкл. ($^5/_8$ печ. л.) =
27.15 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 27.67.
Тираж 2000. Изд. № 6963.
Тип. зак. 983.
Цена 4 р. 70 к.

Издательство «Наука»,
Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164,
Менделеевская линия, д. 1

Ордена Трудового
Красного Знамени
Первая типография
издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34,
9 линия, д. 12



А. А. Ухтомский. 1935 г.



А. А. Ухтомский в студенческие годы. 1897 г.

А. А. Ухтомский



А. А. Ухтомский. 1908 г.



Н. Е. Введенский с учениками. 1914 г.



А. А. Ухтомский с сотрудниками и учениками. 1928 г.



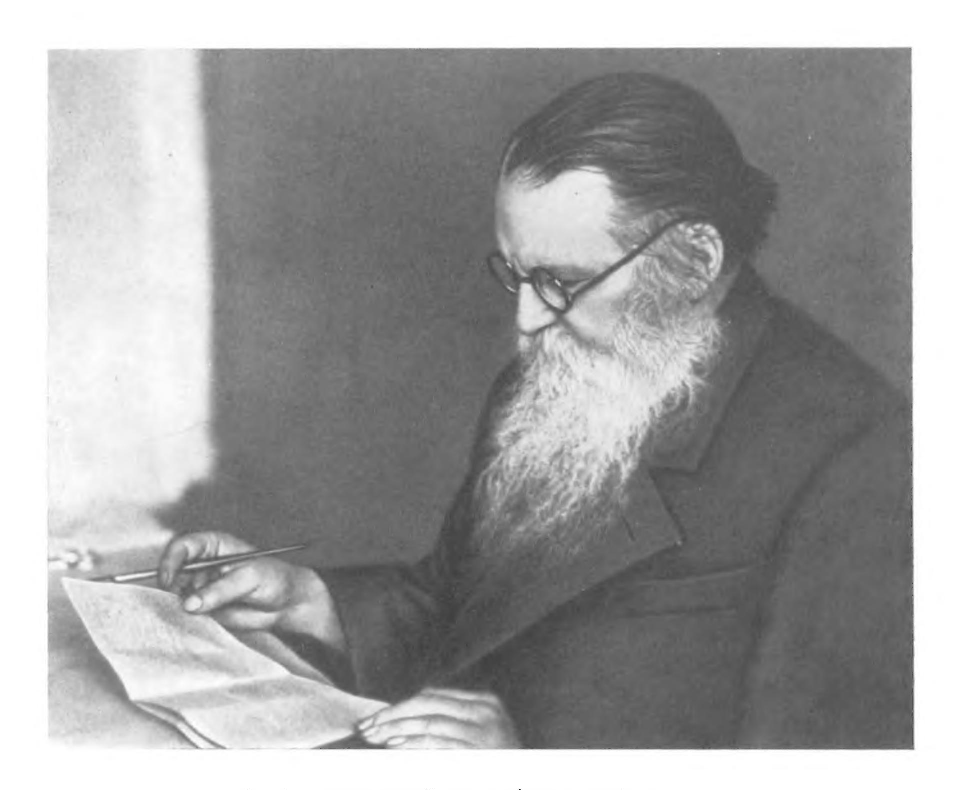
А. А. Ухтомский и А. В. Хилл. 1935 г.



А. А. Ухтомский и У. Эббеке. 1935 г.



А. А. Ухтомский разбирает результаты эксперимента. 1939 г.



А. А. Ухтомский за работой. 1940 г.



ИЗБРАННЫЕ
ТРУДЫ



